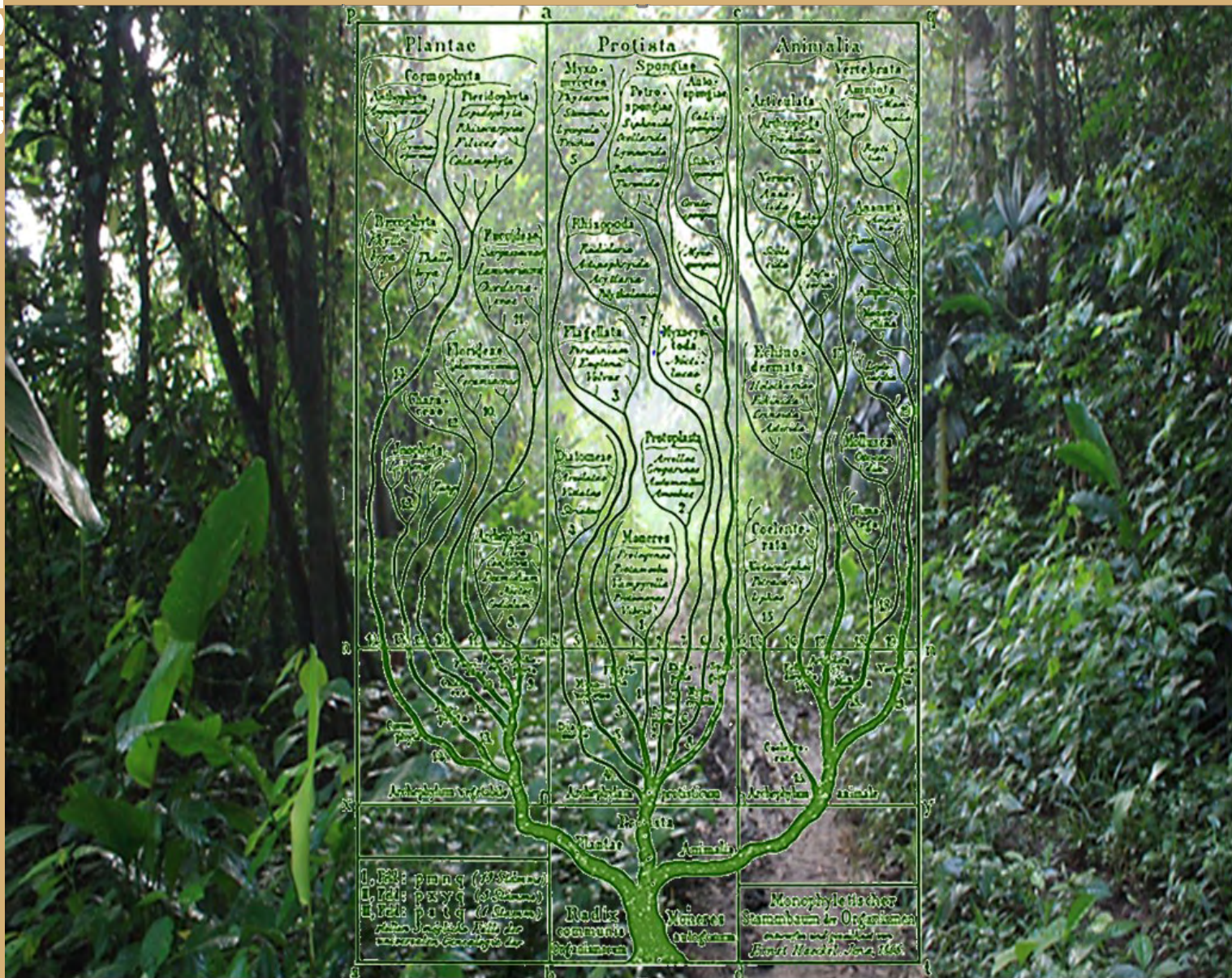




textos

LOS REINOS DE LA NATURALEZA

Jaime E. Péfaur - Coordinador



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES VENEZUELA



PUBLICACIONES VICERECTORADO ACADÉMICO



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
Autoridades universitarias

Rector

Mario Bonucci Rossini

• **Vicerrectora Académica**

Patricia Rosenzweig Levy

• **Vicerrector Administrativo**

Manuel Aranguren Rincón

• **Secretario (E)**

Manuel Joaquín Morocoima

SELLO EDITORIAL PUBLICACIONES
DEL VICERRECTORADO ACADÉMICO

• **Presidenta**

Patricia Rosenzweig Levy

• **Coordinadora**

Marysela Coromoto Morillo Moreno

• **Consejo editorial**

Patricia Rosenzweig Levy

Marysela Coromoto Morillo Moreno

María Teresa Celis

Marlene Bauste

Francisco Grisóla

Jonás Arturo Montilva

Joan Fernando Chipia L.

María Luisa Lazzaro

Alix Madrid

COLECCIÓN TEXTOS UNIVERSITARIOS:
CIENCIAS NATURALES

Sello Editorial Publicaciones del
Vicerrectorado Académico

Los trabajos publicados en esta colección han sido rigurosamente seleccionados y arbitrados por especialistas en las diferentes disciplinas.

**COLECCIÓN TEXTOS
UNIVERSITARIOS:
CIENCIAS NATURALES**
Sello Editorial Publicaciones
Vicerrectorado Académico

LOS REINOS DE LA NATURALEZA
primera edición digital, 2023

© Universidad de Los Andes
Sello Editorial Publicaciones del
Vicerrectorado Académico

© Jaime E. Péfaur - Coordinador

Hecho el depósito de ley
Depósito Legal: ME2023000278
ISBN: 978-980-11-2142-8

ISBN: 978-980-11-2142-8



Corrección de estilo:

Carlos Perdomo Ramírez

Diagramación:

Prof. Jaime E. Péfaur

Prof. Leida Valero

Lic. Marisela Angelino

Imágenes de la portada:

Fotografía de la Selva de Monte Zerpa, La Hechicera, Mérida, República Bolivariana de Venezuela, tomada por Jaime E. Péfaur, en el año 2009, combinada con el Árbol de la Vida del autor Ernest Haeckel, del siglo XIX.

Universidad de Los Andes
Av. 3 Independencia,
Edificio Central del Rectorado,
Mérida, Venezuela.
publicacionesva@ula.ve
publicacionesva@gmail.com
<http://www2.ula.ve/publicaciones>
academico

Prohibida la reproducción total o parcial de esta obra sin la autorización escrita de los autores y editores.

Editado en la República Bolivariana de Venezuela

COLECCIÓN DE TEXTOS UNIVERSITARIOS

Esta colección contempla la edición de textos académicos que sirven de apoyo docente en las áreas del conocimiento existentes en la Universidad: Ciencias Humanísticas y Sociales, las Ciencias Naturales, la Ingeniería y la Tecnología, la Medicina y las ciencias de la salud y las ciencias agrícolas.

Entre los objetivos específicos de esta colección resaltan:

- Estimular la edición de libros al servicio de la docencia.
- Editar la obra científica de los profesores de nuestra Casa de Estudios.
- Publicar las investigaciones generadas en los centros e institutos de investigación.

Hasta ahora, un número considerable de textos universitarios ha sido publicado por miembros de nuestra planta profesoral, obras de las que se han beneficiado por igual estudiantes y docentes, en la búsqueda del mejoramiento de la calidad de nuestra educación de pre y posgrado.



**UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES**



**PUBLICACIONES
VICERRECTORADO ACADÉMICO**



Los Reinos de la Naturaleza



COLECCIÓN TEXTOS UNIVERSITARIOS: Ciencias Naturales

**Sello Editorial Publicaciones del Vicerrectorado Académico
Universidad de Los Andes**

Mérida 2023 - Venezuela



LOS REINOS DE LA NATURALEZA

Jaime E. Péfaur

Coordinador

Autores y Coautores Contribuyentes

Néstor Áñez: Investigaciones Parasitológicas “J.F. Torrealba”, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: noar1510@gmail.com

Benito Enrique Briceño †: Laboratorio de Fitobiología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

Juan Dávila: Instituto de Investigaciones, Sección de Biotecnología; Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

Gustavo Fermín: Instituto Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: gustavo.fermin@gmail.com

José Andrés Mendoza Gaviria: Departamento de Microbiología y Parasitología Clínicas, Facultad de Medicina, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: joseandres.mendezgaviria@gmail.com

Jaime E. Péfaur: Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: jaime.pefaur@gmail.com

María Peña-Vera: Instituto de Investigaciones, Sección de Biotecnología; Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

Elizabeth M. Pérez-Pérez: Laboratorio de Análisis Biotecnológico y Molecular (ANBIOMOL) “Prof. Guillermo López Corcuera”, Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correos: elimariana@ula.ve, sheyla88@yahoo.com

Kleyra J. Quintero: Laboratorio de Fitopatología, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: kleyraq@gmail.com

Pedro J. Rivas: Escuela de Educación, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: rivaspj12@gmail.com

Miguel Sulbarán: Instituto de Investigaciones, Sección de Biotecnología; Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

Leida Valero-Lacruz: Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
Correo: leidava@gmail.com

Contenido

Prólogo.....	i
Agradecimientos.....	vi
Capítulo 1 Especies, Clasificación y Filogenia en los Reinos de la Naturaleza: Devenir Histórico y Actualidad <i>Jaime E. Péfaur y Leida Valero-Lacruz</i>	1
Capítulo 2 El (Súper) Reino Virus <i>Gustavo Fermín</i>	47
Capítulo 3 Dominio Archaea: Vida en los Extremos del Planeta <i>Elizabeth M. Pérez-Pérez, Miguel Sulbarán, Juan Dávila y María Peña-Vera</i>	57
Capítulo 4 El Mundo de las Bacterias <i>José Andrés Mendoza Gaviria</i>	95
Capítulo 5 Reino Protozoa – Con Especial Referencia al Concepto de Protozoos Parásitos <i>Nestor Áñez</i>	129
Capítulo 6 Reino Chromista <i>Jaime E. Péfaur</i>	151
Capítulo 7 El Reino Fungi <i>Jaime E. Péfaur y Kleyra J. Quintero</i>	179
Capítulo 8 Supergrupo Plantae <i>Benito Enrique Briceño[†]</i>	211
Capítulo 9 El Reino Animalia <i>Leida Valero-Lacruz y Jaime E. Péfaur</i>	257
Capítulo 10 El Reino de las Artes: Antropogénesis de una Mirada <i>Pedro Rivas</i>	321

Prólogo

Este libro trata sobre los Reinos de la Naturaleza, es decir, sobre los diversos conjuntos de seres vivos que existen en este maravilloso Planeta Tierra, y la manera como ellos son agrupados en categorías elaboradas por especialistas para lograr entender sus complejas estructuras y funcionamientos, y apreciar tentativamente el camino seguido en su evolución desde el momento en que se originó la vida en el Planeta. Los seres vivos han tomado distintas formas para organizarse y sobrevivir, con facilidad o con dificultad, en los ambientes terrestres y acuáticos, y han seguido muy distintas rutas para su desarrollo en la exquisita geografía planetaria, la cual se ha ido modificando en paralelo y a consecuencia de la existencia de ellos mismos. Lo inanimado inicial, mineral, permitió la aparición de la vida, la cual ha modificado luego todos los sustratos ambientales, en un camino evolutivo interminable.

A la vez, este libro es parte de un homenaje a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes al cumplir 50 años de su fundación, en 1970. La Universidad de los Andes, junto a otras cuatro universidades, conforma la pléyade de universidades públicas de la República Bolivariana de Venezuela. Ella cuenta con 11 facultades, más cuatro núcleos externos a la sede en Mérida. La Facultad de Ciencias, una de las últimas en fundarse en la Universidad, es la encargada de impartir la docencia, investigación y extensión en Biología, Física, Matemáticas y Química. Este homenaje comenzó a gestarse en el año 2019, cuando avizorábamos el notable 50 Aniversario, que se cumpliría el 4 de marzo de 2020. Para enaltecer ese homenaje, un grupo de profesores de la facultad nos propusimos organizar unas jornadas científicas sobre un tópico que fuese relevante para la comunidad universitaria. De las reuniones, conversaciones y discusiones sostenidas salió la propuesta de realizar unas Jornadas sobre los Reinos de la Naturaleza, a las que se sumarían otras actividades que se organizarían para esas celebraciones. Esas jornadas dieron origen a este libro.

Nos sentimos estimulados para abordar el tópico de los Reinos de la Naturaleza por varias razones educativas. La primera, fue apreciar que el sistema educativo venezolano, pero también el latinoamericano, y quizás el mundial, está fragmentado y retrasado en conocer, revisar, y difundir los avances biológicos en el conocimiento de la organización de la vida, de las maneras como sus distintos componentes se relacionan, y de la manera como ella ha sido recientemente clasificada. En segundo lugar, apreciábamos que el estudiantado no conocía las fuentes bibliográficas de la organización y clasificación actual de los seres vivos, pero estaba ávido por ser instruido en esos temas. En tercer lugar,

reconocíamos con pesar, que el *pensum* de estudio de las materias en nuestra facultad había estado sin cambiar oficialmente durante casi un medio siglo. Tímidamente se habían hecho algunos cambios en los programas de las diversas cátedras, pero aun así seguíamos teniendo esquemas rígidos como la enseñanza de Botánica, donde se englobaba componentes de al menos tres reinos, o de Zoología, que también involucraba al menos componentes de dos reinos, o la novedosa implementación de una materia denominada Microbiología, destinada a recoger en retazos los conocimientos de al menos tres de los actuales reinos de la naturaleza. Obviamente, los virus no encajaban en ninguna cátedra, pero se mencionaban en todas.

Los organismos vivos han sido preocupación permanente de los estudios universitarios. Aun cuando las contribuciones al conocimiento de particularidades de la Naturaleza han sido persistentes, casi continuas, el reordenamiento y clasificación de la diversidad biológica ha estado en la retaguardia de los estudios. Debió haber primero un gran acúmulo de información acerca de los elementos vivientes para que los taxónomos pudieran luego separarlos y catalogarlos en distintos grupos, en distintos reinos. La idea de las relaciones entre los grupos es tan tardía en aparecer en la ciencia, como lo ha sido la teoría de la evolución de la materia viva, y es justamente el concepto de parentesco o filogenia lo que ha permitido en los últimos dos siglos, básicamente desde Darwin y Haeckel, alcanzar las novedosas clasificaciones a un nivel de reinos o dominios. Lo más reciente, los avances en Biología Molecular, han afianzado aún más los estudios clasificatorios o taxonómicos. Aquí aparece una cuarta razón para abordar el tópico de los Reinos en la Naturaleza: dar a conocer que, luego de los infaltables desacuerdos, se ha logrado recientemente proponer una clasificación general consensuada entre la mayoría de los científicos de la Sistemática para los seres vivientes del Planeta Tierra. Ese trabajo mancomunado, llevado a cabo a través de una participación colectiva de los científicos del mundo en la *Web of Life* (Ruggiero *et al.* 2015), fue el que sirvió como esqueleto de las jornadas de estudio y, por ende, del esquema organizativo de este libro.

Al proponer conocer y discutir acerca de los Reinos de la Naturaleza, estábamos apuntando a una consolidación del contenido de las materias que se enseñan en el área de la Biología, pero por conexión y arrastre deberían también cambiar los *pensa* de estudio de los demás departamentos, e interrelacionar materias de Biología con la Física, así como con la Química y, por supuesto, con las Matemáticas; la interdisciplinariedad era imperiosa para ponernos al día en los avances permanentes de la Ciencia. Incluso queríamos ir más allá, sumergirnos en las novedosas interpretaciones del mundo de lo vivo a través de la Filosofía, de la Técnica y del Arte, para alcanzar de ese modo una educación humanística plena y lograr así la superación de los educandos, educadores e investigadores de nuestra facultad.

La propuesta de las Jornadas, lograda luego de enriquecedoras discusiones, donde hubo acuerdos, resistencia y disidencia entre los participantes, consideraba inicialmente un programa de conferencias que incluía una introducción a la clasificación y filogenia, en un sustrato (de un reino) mineral a los reinos de los virus, de las arqueobacterias, de

las bacterias, de los protozoos, de los cromistas, de los hongos, de las plantas y de los animales, con proyecciones filosóficas hacia la tecnología y las artes, como un reconocimiento tácito al ímpetu evolutivo de los animales humanos que han sido capaces de mirar hacia su mundo ecológico, aprovechándolo, modificándolo y, de no cambiar prontamente su conducta, llevándolo incluso a la extinción.

No fue fácil organizar esas Jornadas. El primer paso fue consultar a determinados profesores de la Facultad de Ciencias sobre una potencial participación en esas reuniones científicas, con conferencias en su especialidad e invitarlos a escribir un artículo sobre el pertinente reino de los seres vivos, y en caso de no haber esos profesores en nuestra facultad invitar a miembros de otras facultades de la Universidad de Los Andes a participar en estas jornadas. Se establecieron las pautas y fechas de entrega para las contribuciones. Ellas debían estar listas antes de la fecha aniversario de la Facultad de Ciencias para entregar un libro como homenaje al quincuagésimo aniversario de su fundación. Una empresa de este calibre no es usual en nuestro medio universitario y no estaba carente de encontrar inconvenientes durante su desarrollo. Adicionalmente, el año 2019 fue un año de graves dificultades tanto a nivel del país, como a nivel regional: el Sistema Eléctrico Nacional sufrió desperfectos que no permitían un suministro regular de electricidad, con los consiguientes inconvenientes para todas las actividades inherentes de la universidad; la falla del Internet atentaba principalmente contra la escritura de las contribuciones. Tampoco había un suministro regular de gasolina, lo que impedía el desplazamiento del personal universitario, retardando la búsqueda de información y consultas. La asistencia a los centros universitarios se tornó menguada e intermitente.

Llegado el día del cumpleaños de nuestra Facultad de Ciencias, se iniciaron los homenajes. En los días 11, 12 y 13 de marzo de 2020 se realizaron las Jornadas sobre los Reinos de la Naturaleza, pero el día 13 de marzo, las autoridades universitarias, por indicaciones del Gobierno Nacional, ordenaron el cierre de las instalaciones universitarias a causa de la infección por Corona virus, Covid-19. Comenzaba la pesadilla de la pandemia en Venezuela. Si bien se logró realizar las Jornadas, con presentación oral de las ponencias programadas, no todas las contribuciones habían sido entregadas escritas en formato digital para realizar el trabajo editorial. Esto determinó una fuerte demora: ¡cuánto costó lograr las entregas para avanzar con las evaluaciones hasta llegar a tener listo un avance del manuscrito del libro! A pesar de todas estas dificultades queremos resaltar la decisión de los profesores invitados en participar de esta empresa editorial, que ahora ya es una realidad concreta.

Agradecemos a los autores de los diversos capítulos por haber superado todos los inconvenientes para entregarnos lo mejor de sus conocimientos. Con esta edición, presentamos un libro que da una idea panorámica de lo vivo de la Naturaleza, en cuanto a su diversidad, evolución, organización y clasificación y sus interrelaciones. Cada autor tuvo la venia para desarrollar su contribución sin restricciones de ninguna especie, para escribirlo bajo su entera responsabilidad y a lo mejor de su entendimiento. Aun así, dos de ellos tuvieron dificultades para generar un escrito y declinaron su participación en esta

empresa educativa, asumiendo el **Coordinador** la difícil responsabilidad de presentar, al menos, un resumen de lo que esos reinos son. Igual, va para los declinantes nuestro agradecimiento.

El libro Los Reinos de las Naturaleza está compuesto por diez capítulos. El capítulo I se encarga de mostrarnos el proceso de ir del caos al orden en la biología, mostrando el origen y las maneras de reunir la información biológica, destacando la permanente dificultad de definir el concepto de especie y los avatares de la clasificación de los entes vivos, con una secuencia histórica del proceder clasificatorio y el desentrañamiento de sus relaciones evolutivas y filogenéticas. El capítulo II nos acerca al complejo taxón de los virus, interesante grupo de agregados supramoleculares que presenta tremendas dificultades en su conceptualización y clasificación, al cual recién se lo está conociendo, asignándoseles apenas una taxonomía preliminar; su presencia en todos los ámbitos del planeta y sus particulares relaciones interespecíficas con los miembros de los demás reinos, hace a estos entes biológicos no celulares un grupo de alto interés, que en estos días se incrementa, por el impacto de la epidemia viral que hemos vivido. El capítulo III describe al reino de las arqueobacterias, organismos unicelulares microscópicos, que forman quizás un 20% de la biomasa de la Tierra, carentes de núcleo, y envueltos por una pared celular que les confieren resistencia a las condiciones ambientales más exigentes, en ambientes marinos y terrestres, cuyas características únicas en estructura y/o función les permiten tolerar y funcionar bajo condiciones extremas, tales como altas o bajas temperaturas, elevadas concentraciones de sales, y valores de pH muy bajos o muy altos, en donde es imposible la supervivencia de otros seres vivos. El IV capítulo nos acerca al inmenso reino de las bacterias, grupo de minúsculos seres mayoritariamente unicelulares, que juegan un importante papel en el funcionamiento de los ecosistemas, que se los encuentran en todos los ambientes y sustratos y cuyo accionar sobre la microbiota de poblaciones vegetales y animales ha sido definitiva en su salud y bienestar. Apenas han sido descritas unas 10.000 especies de bacterias, pero se estima que su número puede llegar a unos 10 millones de especies. El capítulo V nos introduce al antiguo, pero siempre renovado reino de los protozoos, en el cual se aprecia la dinámica de la taxonomía, y donde el interesante tópico del parasitismo ilustra una de las más sólidas y refrescantes ideas de los pasos evolutivos dados por los primeros seres vivientes para alcanzar una organización cada vez más compleja, como es la teoría de la endosimbiosis, además de exigir nuevas visiones para las interrelaciones entre seres de diversos reinos. En el capítulo V se presenta de un modo resumido al reino de los cromistas, constituido por un enjambre de grupos de seres procariotas uni y pluricelulares, con particularidades en su esqueleto y en su metabolismo, que recién se empiezan a descubrir, conocer y clasificar, pero que gracias a su conocimiento se ha logrado describir novedosas vías de caminos evolutivos en todos los restantes reinos de los seres vivos. El capítulo VII versa sobre el reino de los hongos, que son organismos uni o pluricelulares que por mucho tiempo fueron considerados como plantas, pero ellos se distinguen de éstas en que son seres heterótrofos, y se distinguen de los animales en que poseen paredes celulares, como las plantas. La gran mayoría de las

especies de los hongos viven asociadas al suelo en el medio terrestre. En los miembros de este reino existe comunicación química a través de moléculas de señalización denominadas feromonas. Actualmente, la mayor cantidad de cambios taxonómicos se está desarrollando en este reino. En el capítulo VIII se revisa al gran grupo de las plantas, organismos pluricelulares que crecen y viven, pero no mudan de lugar por impulso orgánico propio. Se recrean las diversas rutas metabólicas que las plantas tienen para transformar la energía, aprovechando elementos ambientales, y convertirla en la materia orgánica más abundante del planeta, el tejido vegetal, sobre el cual aprovechan luego los restantes seres vivos. El capítulo IX refiere al reino animal, organismos eucariotas multicelulares y con un nivel de organización de tejido complejo con células diferenciadas y especializadas para el desempeño de una función específica. Presentan movilidad, al menos durante alguna fase de su ciclo de vida. Todos requieren una fuente de alimento orgánico, por lo tanto, son heterótrofos: se trata de los depredadores por excelencia, siendo herbívoros, carnívoros u omnívoros. Los animales poseen tejidos únicos: de coordinación (tejido nervioso) de la motilidad (tejido muscular) y conectivos (sangre, hueso, conjuntivo) que proporcionan soporte estructural para células y órganos. El capítulo X es un reconocimiento a la capacidad intelectual de los mamíferos primates, en particular de la especie humana, *Homo sapiens*. Catalogar y clasificar a las actividades artísticas tal como se realiza en las Ciencias Sistemáticas es un desafío que acá se acepta y se explora con absoluta libertad. Se revisa la historia del arte frente al modelo biológico, conceptualizando al *Homo* en una entidad biológica productora de arte y, en consecuencia, de disfrute. Se propone y elabora una clasificación de las Artes de acuerdo a los períodos históricos occidentales, y se termina clasificando al Arte como un Reino, inmerso en el Dominio de la Cultura.

Si bien este libro trata sobre la taxonomía y clasificación en cada reino, hay un componente, aparte de la información científica provista en cada uno de los capítulos, que conviene destacar: la riqueza de la bibliografía que acompaña a cada trabajo, donde hay sustanciales referencias históricas así como recientes, las hay confirmatorias y también contestatarias a lo señalado por cada autor, así como algunas de proyección hacia temas aun en exploración, como las que vaticinan nuevos taxones y nuevas clasificaciones basados en estudios de genómica, metagenómica y metaproteómica. En buenas palabras, estamos cumpliendo con el propósito fundamental de esta publicación, como es el aportar material educativo actualizado para nuestros estudiantes y proporcionar un sustrato académico para la renovación de los *pensa* de estudio en esta Facultad de Ciencias y en otras del concierto nacional. Al cumplir nuestra Facultad de Ciencias 50 años de existencia podemos señalar que la experiencia ganada en estos años se expresa como en la naturaleza: ¡en semillas a germinar en un buen suelo intelectual!

Jaime E. Péfaur
Mérida, año 2023

Agradecimientos

Para el desarrollo de las Jornadas como de la elaboración del libro Los Reinos de Naturaleza, se contó con la valiosa ayuda de numerosas personas e instituciones. En particular queremos agradecer a:

Andrés Abad

Gustavo Fermín

Leonardo Rodríguez

Félix Aguirre

Ricardo Hernández

Marcos Rodríguez

Marisela Angelino

Julián León

Carlos Rondón

Manuel Aranguren

Manuel Morocoima

Patricia Rosenzweig

Beatriz Cáceres

Marleny Olaizola

Sheznarda Vadel

Miriam Chourio

Douglas Ramírez

Carlé Valecillos

Miguel Delgado

Belkis Rivas

Jennifer Velásquez

Alba Díaz Serrano

Pedro J. Rivas

Nelson Viloria

CAPÍTULO 1

ESPECIES, CLASIFICACIÓN Y FILOGENIA EN LOS REINOS DE LA NATURALEZA: Devenir Histórico y Actualidad

Jaime E. Péfaur y Leida Valero-Lacruz

Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
Correos: jaime.pefaur@gmail.com; leidava@gmail.com

*“Les classes, les ordres, les genres sont de simples
abstractions de l’homme, et rien de pareil n’existe dans le
nature, mais je suis cependant convaincu de l’utilité de ces
abstractions”*

Cuvier a Saint-Hilaire

INTRODUCCIÓN

Quizás una de las más importantes preocupaciones de la Biología sea la de clasificar a los seres vivos. En la naturaleza los seres vivos se presentan sin orden, sin seguir algún patrón determinado evidente; por ello, establecer un orden y encontrar patrones de similitud ha sido una tarea de la biología para entender los fundamentos de la vida sobre el planeta Tierra. No ha sido trabajo fácil el emprender esa labor, ni tampoco es labor reciente.

El mundo de los seres vivos conforma la biodiversidad en el planeta. Solo tenemos concepto de vida y de seres vivos en nuestra Tierra. En el así llamado Planeta Azul se alojan millones de seres vivos, de diversas formas y tamaños, con varios modos de utilizar los recursos y con distintas maneras de realizar sus funciones básicas y especializadas. El número de seres vivos se ha ido conociendo en la medida que los humanos, los únicos dentro de todo el conglomerado de seres vivos que compilan información, han viajado por mares y continentes. De igual modo, el conocimiento global se ha ido incrementando en la medida que los instrumentos de análisis se han perfeccionado y han permitido averiguar, escudriñar y descubrir a seres vivos en espacios cada vez más recónditos de la biosfera, como las zonas consideradas inhóspitas para alojar cualquier tipo de vida, o

cuando se aplican técnicas de estudio más sofisticadas (bioquímicas, moleculares) que llevan a descubrir diferencias en elementos ínfimos, como los elementos intranucleares de las células, a los que llamamos genes.

Los biólogos dedicados a la Sistemática organizan la información construyendo clasificaciones y elaborando jerarquías, para lo que necesitan establecer la identidad de cada grupo de seres vivientes; ésta ha sido una laboriosa tarea inicialmente acometida por filósofos y naturalistas. En la actualidad, es una actividad realizada por científicos especializados en diversas áreas del conocimiento. De igual manera, esta tarea debe estar acompañada por análisis que permitan reconstruir el parentesco entre los grupos taxonómicos de cualquier nivel jerárquico. En la medida que se descubren más especies o se proponen otros taxones, las clasificaciones van cambiando, condición dinámica inherente de la Sistemática, y como resultado, van modificándose los esquemas de parentesco. Hasta antes del Siglo XIX, los conceptos de clasificación estaban limitados a la concepción que todo el material vivo sobre la Tierra pertenecía al Reino de las Plantas o al Reino de los Animales. Con el devenir del tiempo y los avances de la ciencia, fueron descubriéndose nuevos elementos que requerían otras categorías clasificatorias para lograr un ordenamiento natural: se sugieren nuevos reinos, especialmente para los elementos microscópicos, ampliándose el mundo de lo vivo más allá de las fronteras decimonónicas. Los procesos de búsqueda, descripción y clasificación de nuevos elementos no descritos ni clasificados se convirtieron en trabajo fundamental para los biólogos— tarea que ahora se sustenta en las nuevas teorías evolutivas, que también han tenido que renovarse a consecuencia de los asombrosos avances científicos logrados en los Siglos XX y XXI.

El propósito de la clasificación, sin embargo, es ordenar el aparente caos con el que se presenta la biodiversidad. Esto ha llevado a señalar que describir y clasificar especies debe ser una meta privilegiada durante el Siglo XXI (Solomon *et al.* 2013). Ese ordenamiento sería la base para visualizar los pasos evolutivos a través de la filogenia y sus diagramas. Nos encontramos en una etapa de la Biología en la que el establecimiento de relaciones filogenéticas robustas es un requerimiento para entender el devenir de la biodiversidad. Clasificación y filogenia son los procesos necesarios para establecer la jerarquía biológica que muestre el camino seguido por los organismos, que pueda ilustrarse en árboles evolutivos. En todo este proceso subyace la idea de un ordenamiento general, y de una trayectoria evolutiva, desde un caos inicial hasta el momento actual.

EL ACÚMULO DE INFORMACIÓN BIOLÓGICA

Históricamente, el mayor acervo de información biológica fue provisto por las expediciones realizadas entre los siglos XVI al XIX. Los viajes a las colonias europeas de Asia, África y América, eran realizados por viajeros que, con curiosidad, recolectaban animales y plantas, fósiles y minerales, que se sumaban a las Expediciones Reales que

tenían el propósito de conseguir en las tierras colonizadas nuevos ejemplares, todo lo cual era enviado a Europa, enriqueciendo las colecciones y el patrimonio de la realeza. Las expediciones científicas han atravesado todas las tierras y aguas del planeta. Notables han sido las expediciones de Carl von Linné a Laponia, de Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland a América del Sur, México y Cuba (Wulf, 2017), de Charles Darwin a las regiones del sur del planeta (Huxley y Kettlewell, 1984), de Alfred Wallace a la Amazonía y al Sudeste Asiático (Adams, 1969), o bien las Campañas Napoleónicas al África con Saint-Hilaire al frente (Alas, 1985; Boillot, 2010; Wulf, 2017) o las Reales Expediciones al Nuevo Mundo, como la de Nueva Granada a cargo de José Celestino Mutis y de Francisco José de Caldas (Gómez, 2019).

Una etapa inicial e importante de la clasificación es la preservación de la información biológica. El acúmulo de información ha venido siendo guardado y mantenido en sitios diseñados para ello, de acuerdo a las características de la ciencia en cada etapa histórica. En ciertos momentos, los ejemplares biológicos, particularmente las plantas, se cultivaban o guardaban en los Jardines y Museos Reales o Imperiales que tuvieron que alojar una infinidad de piezas que eran enviadas a los centros neurálgicos del conocimiento. Los numerosos especímenes embarcados con destino a los museos de Madrid, Londres, Viena, Berlín y París durante los siglos XVII al XIX atiborraron las bodegas y laboratorios, a tal punto que rebasó la capacidad de trabajo de los investigadores y se tuvo que ampliar los edificios e incrementar el personal a cargo de las colecciones (Adams, 1969; Roger, 1989; Jovanovic-Kruspel, 2012). Pero no solo hubo modificaciones de las plantas físicas, y en el número y preparación de los funcionarios, sino que, lo más importante, se produjo un revuelo intelectual provocado por la diversidad morfológica de los ejemplares recibidos. Esto requirió que las investigaciones no solo se orientaran a la descripción de esas novedades, sino también a encontrar métodos que permitieran clasificar esa diversidad y colocarla en un orden natural más lógico que pudiera ser entendido por los estudiosos. El esfuerzo había que orientarlo hacia la identificación y clasificación de los seres vivos y fósiles proponiendo nuevos métodos que fuesen comprensivos de la nueva riqueza biológica acumulada.

Al presente, el conocimiento de la biodiversidad mundial continúa incrementándose y el reto de la clasificación sigue imperando. La información biológica (ejemplares vivos o preservados, semillas y polen, órganos o tejidos, fluidos, cultivos, secuencias génicas y genomas, distribución geográfica georeferenciada, etc.) e inmensas bases de datos que abarcan todo el espectro de los seres vivos y sus ambientes, se guardan en museos, herbarios, jardines, *arboretums*, zoológicos, laboratorios, servidores masivos, u otras instituciones, pero con el mismo objetivo que aquellos de los siglos XVII al XIX: conocer, clasificar y preservar la biodiversidad. A la mayoría de esas instituciones el avance tecnológico las ha inundado con nuevos instrumentos claves en la descripción y preservación de especímenes biológicos: Rayos X, tomógrafos, espectrofotómetros, sonógrafos, ecosondas, computadoras, GPS, cámaras fotográficas, balanzas digitales, microscopios electrónicos, equipos para electroforesis, congeladores a nitrógeno líquido, termocicladores, secuenciadores, etc. También una modificación no menos importante,

es que hoy toda la Ciencia tiende a la socialización del conocimiento, impartiendo educación al público, y hacia la apertura universal de sus bases de datos, convirtiéndose éstas en lugares de enseñanza y aprendizaje, así como fuente de colaboración científica sin fronteras. Prácticamente cada país en el mundo tiene una o varias instituciones nacionales relevantes que conservan la biodiversidad y atesoran sus culturas, y que de alguna manera orientan el curso de las investigaciones científicas.

Por ejemplo, los grandes museos que están establecidos en las capitales o en algunas grandes ciudades, tanto de América como de Europa o Asia, conservan la tradición de preservar animales, plantas y fósiles, pero actualmente agregan también secciones de Antropología y de algunos aspectos de la Tecnología. Probablemente el lugar donde se alojan más especies a nivel mundial sea la Institución Smithsonian, en Washington DC, USA, acompañada por otros como el Museo Field de Historia Natural de Chicago y el Museo Norteamericano de Historia Natural de Nueva York. Por el tamaño de las colecciones de plantas tropicales destacan el Museo de Historia Natural de San Luis en Missouri, USA, y la Colección Kew en Londres, Inglaterra, entre otros. En Latinoamérica los mayores museos o colecciones son los de Río de Janeiro y Sao Paulo en Brasil, los de Buenos Aires y La Plata en Argentina, y el de Ciudad de México en México. En Venezuela destacan el Museo de Rancho Grande en Maracay, el de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Péfaur, 1987, 1996; Sánchez y Lew, 2012), y el Jardín Botánico de Caracas. A nivel local, el más importante repositorio de la riqueza de la flora andina lo representa el Jardín Botánico de Mérida, así como los herbarios de las facultades de Ciencias, de Farmacia y Bioanálisis y de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de los Andes en Mérida. En particular, en la Facultad de Ciencias también existen importantes colecciones de animales vertebrados e invertebrados, que alojan ejemplares de la Región Andina y de la Zona Sur del Lago de Maracaibo, principalmente.

Por otra parte, con el estudio de los seres unicelulares o multicelulares pequeños, se han desarrollado colecciones de bacterias, algas, hongos, generalmente patógenos, en institutos de investigación, dotados de novedosos y costosos aparatos tecnológicos. Importantes colecciones están alojadas en el Instituto Pasteur de Francia y en el Instituto Koch de Alemania; grandes colecciones se encuentran en el Centro Nacional de Microbiología de Moscú, Rusia, y en la Colección de Microorganismos de Göttingen, Alemania, así como en algunos laboratorios universitarios y comerciales de todo el mundo, sobre todo en aquellos dedicados a la obtención de cepas de semillas, bacterias y virus para la producción de alimentos, vacunas o de estudios de patologías vegetales o animales. En Venezuela hay importantes colecciones de este tipo en el Instituto Nacional de Higiene, en Maracay, en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas y en el Instituto de Investigaciones Agrícolas, en Caracas. Localmente, en diversos laboratorios de la Universidad de Los Andes se mantienen colecciones y cultivos de bacterias, protozoos y hongos.

Además, también se desarrollan líneas de investigación sustentadas por instituciones donde se guardan Bases de Datos, que es un nuevo proceder para guardar y custodiar la información biológica. Por ejemplo, uno de los más socorridos modos auxiliares de las

investigaciones relacionadas con la genética, sistemática molecular, epidemiología, etc., es el **GenBank** (del Centro Nacional para la Información en Biotecnología de Estados Unidos, www.ncbi.nlm.nih.gov), que es más que una base de datos donde convergen los valores e intereses internacionales de la comunidad científica para determinar la secuenciación genética de las especies y el establecimiento de su filogenia. En Venezuela, la base de datos para el registro de la biodiversidad está alojada en la Oficina Nacional de Diversidad Biológica, dependiente del Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo.

CONCEPTO DE ESPECIE: DE INDIVIDUOS A POBLACIONES

Para emprender la tarea de clasificar a las especies se hace imprescindible determinar primero qué es una especie. El dilema de su definición ha sido trascendental en todas las épocas. Antiguamente, simplemente se aceptaba que una especie era un grupo de seres, plantas o animales, que fuese diferente a otro grupo. Este proceder traía confusión y caos, produciéndose incluso dobles clasificaciones para una misma muestra al utilizar distintos criterios, incluso dentro de un mismo sitio de estudio como un museo o una colección. Las dificultades encontradas estimularon entonces la indagación del concepto de especie que, curiosamente, hasta ahora, ese proceder no tiene nombre. No existe en Biología una denominación especial para el estudio de las especies, como existe la Citología para el estudio de las células, la Histología para el estudio de los tejidos, la Anatomía para el estudio de los órganos, incluso la Ecología para el estudio de los ecosistemas, a pesar de ser la unidad básica de la Sistemática y de la Biología. ¿Esta denominación pudiera ser Especiología?

La aproximación a la discusión de lo qué es una especie es motivo de trabajo intelectual en todos los niveles de la Biología. Quizás este haya sido uno de los tópicos más difíciles enfrentados por esta ciencia. Incluso en la enseñanza cotidiana en universidades, este tópico es hoy discutido por profesores e investigadores con ligereza, a fin de no profundizar en el tema. En los textos de Biología se encuentran diversas definiciones que pueden llevar a confusión en los estudiantes. Generalmente se aprende y asume una definición de especie, sin discutirla ni analizarla epistemológicamente. En todo caso, a la especie se le considera como una entidad biológica verdadera, mientras que las categorías taxonómicas por arriba del nivel de especie, serían constructos artificiales que tienen como uso el catalogar de manera conveniente a las diversas formas de vida que encontramos en la Tierra, y las relaciones de parentesco que existen entre ellas.

Históricamente, es **Jhon Ray** (1627-1705; Black Notley, Inglaterra), botánico inglés del siglo XVII, quien utiliza por primera vez el concepto de especie para elaborar su sistema clasificatorio de plantas. En su obra *Historia Plantarum* de 1686, señala que: *“Para que se pueda iniciar un inventario de plantas y podamos establecer una correcta clasificación, debemos tratar de descubrir un criterio con el cual distinguir lo que llamamos “especie”. Luego de una larga y considerable investigación, no se me ha ocurrido mejor criterio para determinar especies que el distinguir características que se*

perpetúen a sí mismas en propagación desde las semillas. (...). Del mismo modo, los animales que difieren específicamente preservan sus distintas especies permanentemente; una especie nunca deriva de la semilla de otra especie ni ocurre lo contrario.” Esta temprana concepción de especie es tremendamente importante pues, como señala Mayr (1963), lleva implícita: 1) el rechazo de la idea de la generación espontánea, 2) una definición morfológica de la especie, y 3) una búsqueda de reconciliación entre las variaciones individuales observadas, con el concepto de **especie tipológica**.

El problema de la definición de especie ha continuado desde los tiempos de Ray hasta ahora. El mayor intento por aclarar términos y proponer reconocimiento de las ideas alrededor del concepto de especie ha sido propuesto por el biólogo sistemático **Ernst Mayr** (1904-2005; Kempten, Alemania) quien, en su obra *Especies Animales y Evolución* (1963) plantea tres ideas fundamentales:

i. **Un concepto tipológico**. Corresponde al de la especie morfológica, en la cual el tipo o patrón de la especie que se determina subjetivamente, y el grado de diferencia morfológica frente a otra unidad, determinan el estatus de la especie en cuestión.

ii. **Un concepto no dimensional**. Se refiere a la relación de coexistencia de dos poblaciones naturales en un sistema no dimensional; esto es, en una misma localidad y al mismo tiempo, existiendo simpatría (uso de un mismo ambiente) y sincronía (vivencia en un mismo tiempo).

iii. **Un concepto multidimensional**. Éste considera como especie a un grupo de poblaciones que de manera real o potencial se entrecruzan sexualmente entre ellas. Sin embargo, esas poblaciones, para mantener su identidad, no podrían existir al mismo tiempo y en la misma localidad; se trataría de poblaciones alocrónicas y alopátricas, con existencia de un entrecruzamiento sexual mutuo con un ilimitado intercambio genético.

Estas tres ideas se resumen en que la **especie tipológica** define a la especie como un **agregado de individuos similares al “tipo” y que están descritos en la diagnosis, mientras** que los conceptos no dimensional y multidimensional reconocen que la especie corresponde a una comunidad reproductiva: es una unidad ecológica en la que sus componentes individuales interactúan con individuos de otras especies con los cuales comparten el mismo ambiente, y en la cual se expresa una unidad genética en la cual los individuos son meramente vasos comunicantes temporales de una porción del pool genético durante un corto tiempo.

Cuando se estudian los individuos de una población se encuentra que existe una variación individual a nivel de cualquier carácter a considerar, revelando así la invalidez **del concepto que considera que todos los individuos de una especie son réplicas del “tipo”** (de la especie). La variación ocurre no solo de manera intrapoblacional sino también interpoblacional, la cual es denominada como variación geográfica (Mayr, 1963; Futuyma, 1992).

Por estas consideraciones se llega a una nueva concepción, la denominada **especie biológica** (Mayr, 1963). La resaltante discontinuidad entre poblaciones simpátricas de distintas especies brinda la base para establecer este nuevo concepto que se caracteriza por la separación reproductiva entre los grupos considerados como especies. Esta separación es el núcleo del concepto **especie**, y basa su definición en el aislamiento reproductivo. Así, **especie**:

- a) Es definida por sus características distintivas más que por sus diferencias,
- b) Consiste en poblaciones en vez de individuos aislados o no conectados, y
- c) Se fundamenta más en la relación entre poblaciones de diferentes especies, que en la relación entre individuos de la misma especie. Lo importante no es la fertilidad de los individuos sino el aislamiento reproductivo de las poblaciones.

Pero la concepción de especie aún hoy no está completamente clara y se continúa tratando de encontrar otras definiciones que satisfagan múltiples criterios a fin de obtener una mayor aceptación del término. Actualmente, la definición de especie involucra ciertos criterios considerados imprescindibles. Uno de ellos es la **condición histórica**; es decir, el rastreo de la ascendencia hasta alcanzar a la población ancestral común. Otro, es su **distinción** (puede ser morfológica, cromosómica, molecular u otro carácter) como el más pequeño grupo distinguible de organismos que comparten patrones de ascendencia y descendencia común. Esto permite reconocer a la especie como distinta de otro taxón, o de varios taxones superiores que también comparten una ascendencia común. Se entiende por taxón a cualquier categoría clasificatoria en un sistema jerárquico. Un tercer criterio corresponde a la organización de una población con **aislamiento reproductivo**; es decir, que excluya a miembros de otras especies. Sin embargo, esto solo es válido para las especies con reproducción sexual.

Es con relación al tipo de reproducción que tienen los organismos donde el concepto de especie biológica ha tenido dificultades en su aplicación, ya que no podría aplicarse en los grupos que no tienen reproducción sexual. Cuando se trata de organismos con reproducción sexual, el cruce de individuos de distinto sexo da origen a productos fértiles, considerando las barreras reproductivas entre individuos de distintas especies. En aquellos que no se reproducen sexualmente, sino que lo hacen por división de su masa citoplasmática (escisiparidad), se ha propuesto un concepto diferente de especie tomando como base la **especificidad antigénica** (Lépine, 1964). Esta propuesta, que abarcaría solo a (¿algunos?) organismos unicelulares, incluso a virus, reduciría parcialmente la dificultad en la aplicación del concepto de especie a toda la escala de los seres vivos. Sin embargo, quedan como no resueltos aspectos de aplicación a grupos en los cuales este concepto bioquímico es difuso, ya que involucra un factor relacionado con la capacidad de causar enfermedad, o al menos de generar una reacción frente a otros organismos. Hasta el momento, hay infinidad de seres en los que esta especificidad no se conoce, como en ciertos grupos de protozoos y algas unicelulares de vida libre.

Tampoco el concepto de especie biológica encuentra aplicación en los fósiles, y por lo tanto, excluye aspectos paleontológicos que han sido y son esenciales para el desarrollo de las modernas ideas evolutivas. Tómese en cuenta que probablemente las especies fósiles son (o han de ser) muchísimo más numerosas que las especies vivientes (Romer, 1966).

Aparte de la concepción de especie tipológica y de la especie biológica existen otras dos entidades a señalar: la *especie evolutiva* y la *especie filogenética*. La primera pone el énfasis en la dimensión temporal; se trataría de un único linaje de poblaciones ancestro-descendientes que mantienen su identidad frente a otros linajes, y que posee sus propias tendencias evolutivas. La segunda pone el énfasis en la ascendencia común, definiéndola como un grupo basal de organismos diagnósticamente distinguible de otros grupos semejantes, y dentro del cual existe un patrón parental de ascendencia y descendencia (Wiley, 1978; Hickman *et al.*, 2006).

ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN EVOLUTIVA DE LAS ESPECIES

Si bien los clasificadores de los seres vivos maneja(ba)n de manera incipiente e intuitiva el concepto de especie, al menos morfológicamente, todos enfrenta(ba)n el problema de su origen o de cómo aparecen las especies. Ese cuestionamiento, que ha permanecido vigente durante siglos, nos lleva a las nociones de *creacionismo*, *generación espontánea* y *evolución*. Este encuentro de pensamientos dominó el panorama científico de los siglos XVII, XVIII y XIX. En términos populares aún hoy, bien entrado el siglo XXI, hay personas que creen o afirman las dos primeras nociones, como también en algunas partes del mundo hay personas e instituciones que rechazan las ideas evolucionistas.

La noción del creacionismo divino es materia religiosa, cuya discusión no encuentra sustento en este trabajo. La generación espontánea de especies ha sido debatida y planteada infinidad de veces en los círculos científicos. El primero en tratar de demostrar que la generación espontánea no existía en el mundo natural fue **Francesco Redi** (1626-1697; Arezzo, Italia), quién diseñó un elegante experimento con moscas domésticas comunes y restos de carne de distintos vertebrados, con el cual probó que esas moscas se originaban de otras moscas y no de la putrefacción de carnes de diversos animales, como era la creencia popular en su tiempo. Fue el inicio del diseño experimental de la biología moderna. Posteriormente, de modo irrefutable, la teoría de la generación espontánea fue probada como falsa y rechazada gracias a los experimentos de **Louis Pasteur** (1822-1895; Dole, Francia), en el siglo XIX. Este microbiólogo francés colocó a hervir en matraces con cuello en S una serie de infusiones similares a otras en que previamente sí se desarrollaban los microorganismos productores de la descomposición de las infusiones. El hervido de los líquidos, la expulsión del aire dentro de los matraces y la imposibilidad de retornar al matraz por la forma del cuello, sirvió para demostrar que los microorganismos productores de la descomposición no aparecían espontáneamente, sino que ya ellos estaban en el aire del ambiente interno de los matraces donde se hallaban las infusiones.

En esa época, la pregunta que se hacía la gente pensante, incluidos los científicos, era que si las especies no habían sido creadas por una divinidad ni aparecían espontáneamente en la naturaleza... ¿cómo surgieron entonces? La respuesta aparece como la tercera noción, la de la evolución, que ganó difusión y aceptación en medios científicos y populares solo a partir del final del siglo XIX. Sin embargo, la noción de un cambio en las especies venía desarrollándose desde tiempo atrás. Pero no era solamente la noción del origen y cambio en las especies presentes lo que dió impulso a la hipótesis de la evolución de los organismos, sino también las modificaciones en el pensamiento acerca del origen de la Tierra y del Universo, y de los fósiles como antecesores de los seres actuales— e incluso de la organización de las sociedades humanas.

Los siglos XVIII y XIX fueron tiempos de ebullición intelectual, cultural, científica y social en Europa, que era el centro geográfico del conocimiento. Fueron las épocas de la Ilustración y del Positivismo. **James Hutton** (1726-1797; Edinburgh, Escocia) planteaba los cambios geológicos que había sufrido la Tierra, **Georges Louis Buffon** (1707-1788; Montbard, Francia) publicaba sus libros *Historia Natural* y *Épocas de la Tierra* donde consideraba que el hombre era un animal más dentro de la escala zoológica (Roger, 1989), **Denis Diderot** (1713-1784; Langres, Francia) y **Johann Wolfgang von Goethe** (1749-1832; Frankfurt, Alemania), entre tantos otros, disertaban y escribían acerca de los cambios morfológicos-temporales en las especies vivientes, **Alexander von Humboldt** (1769-1859; Berlín, Prusia) daba a conocer sus teorías sobre los volcanes y ambientes de Sudamérica y creaba las bases de la fitogeografía, **Georges Cuvier** (1769-1832; Montbéliard, Francia) establecía las bases de la moderna paleontología funcional y de la anatomía comparada (Taquet, 2006), y **Charles Lyell** (1797-1875; Forfarshire, Escocia) publicaba su obra *Principios de Geología*, de tanta influencia en el desarrollo de la geología moderna y de la teoría del cambio sufrido por la Tierra y las especies (Adams, 1969; Wulf, 2017).

Pero es el momento también de la aparición de pensamientos y propuestas más elaboradas del concepto evolución. La profundidad de análisis que manejaba **Jean Baptiste Lamarck** (1744-1829; Picardy, Francia) lo lleva inicialmente a discutir términos que son luego aceptados por la comunidad científica, por su valor en el desarrollo del pensamiento de la época. Así, él dio sentido a la expresión *especie*, expandiendo el concepto usado previamente por Jhon Ray, como también acuña las expresiones *biología*, que refiere al estudio de los seres vivos, e *invertebrados*, que sería la categoría taxonómica complemento de los vertebrados (animales con vértebras) en el Reino Animal. Pero sin duda alguna, el punto clave de su pensamiento científico era aquel que sugería que las especies (trans)mutaban, es decir cambiaban tanto morfológica como fisiológicamente. En ese entonces, el punto central de las discusiones era *el cambio* versus *la inmutabilidad* de las especies, lo cual llegaba particularmente a las sesiones de las diversas Academias de Ciencias existentes en las capitales de cada país europeo. Lamarck proponía que existían cambios en las especies orientados por el ambiente, y que un ambiente modificado alteraba las necesidades de los organismos, a lo que el organismo respondía cambiando sus hábitos usando algunos órganos más que otros, de modo tal que se

modificaba la estructura del ser viviente. Estos cambios eran transmitidos luego a las generaciones siguientes: era un concepto de un proceso evolutivo basado en la herencia de los caracteres adquiridos (Adams, 1969; Futuyma, 1992; Corsi, 2006, 2012; Gayon, 2006).

Con estos preconceptos evolutivos la puerta estaba abierta para que **Charles Darwin** (1809-1882; Shrewsbury, Inglaterra) y **Alfred Russel Wallace** (1823-1913; Usk, Inglaterra) proveyeran una respuesta más elaborada y aceptable. La presentación de la evolución por selección natural como teoría científica fue realizada de manera conjunta por Darwin y Wallace en una reunión de la Sociedad Linneana de Londres en 1858, que fue publicada en la revista de esa Sociedad. Luego, Darwin presentó individualmente su teoría en 1859, de manera íntegra en su obra *El origen de las especies*. Según Huxley y Kettlewell (1984), “*cuando terminó el viaje en el Beagle, Darwin había llegado a la convicción de que las especies no eran inmutables, sino que, por el contrario, podían sufrir, y de hecho sufrían, cambios y transmutaciones, o, como decimos ahora, evolucionaban.*” La escritura de este libro estuvo precedida por una serie de otras obras donde Darwin madura su teoría y adelanta conocimientos hacia otras áreas biológicas y geológicas, tales como *Zoología del viaje en el Beagle, Diario de investigaciones, Arrecifes de coral, Islas volcánicas, y Observaciones geológicas sobre Sudamérica*.

La explicación de esas transmutaciones fue formulada en la “*teoría de la evolución por selección natural*”, un mecanismo que lleva inevitablemente a la conservación de las variaciones más aptas y a la desaparición de las menos aptas. A decir de Herrera (2013): “*La selección natural es un concepto extremadamente sencillo: si existen variantes entre los seres vivos, y las características de esas variantes son heredables y dan habilidades diferentes en cuanto a la reproducción y la sobrevivencia a quienes las portan, en las generaciones siguientes esas variantes aventajadas se harán más frecuentes, y se producirá evolución adaptativa.*” Así entonces, transmutación tras transmutación, por evolución, por cambios en el genotipo y fenotipo, fueron apareciendo las nuevas especies incrementando la biodiversidad del mundo natural. Evolución es la acumulación de cambios hereditarios dentro de las poblaciones a lo largo del tiempo (Solomon *et al.*, 2013).

Si bien entonces a través del proceso de la evolución las especies dan origen a nuevas unidades, o especiación, era preciso conocer **cómo** se realizaba el proceso de cambio. Se han planteado dos modos de ocurrencia de la evolución: Uno denominado microevolución, que refiere a cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones con variaciones graduales, y el otro mecanismo que es el de la macroevolución, que se refiere a cambios a gran escala que ocurren durante largos períodos de evolución y que afectaría a taxones por encima de la especie. Mucho se ha discutido acerca de estos modos evolutivos y cada vez más se argumenta a favor de la existencia del proceso de microevolución, como único para explicar los cambios evolutivos (Para mayor discusión o aclaratoria de estos términos y conceptos recomendamos revisar a Mayr, 1963 y a Futuyma, 1992).

Los procesos de diversificación evolutiva, es decir los que ocurren dentro de una especie, quedan incluidos en la anagénesis y en la cladogénesis. La anagénesis (*ana*, "hacia arriba") es un cambio direccional dentro de un mismo linaje, mientras que la cladogénesis (*clados*, "rama") consiste en una ramificación del árbol filogenético que produce un aumento en el número de especies. Esta última es la responsable del incremento de la biodiversidad que ocurre permanentemente en la naturaleza (Futuyma, 1992) (Figura 1). La ausencia de cambios en la especie a lo largo del tiempo se denomina como estasisgénesis.



Figura 1. La diversidad evolutiva produce dos procesos de transformación de los linajes en el tiempo: Anagénesis y Cladogénesis. Fuente: Huxley (1957).

Así, el proceso de cambio se verifica permanentemente a través de una serie de pequeñas modificaciones del material genético en los seres pertenecientes a determinadas poblaciones. De acuerdo con la teoría sintética de la evolución, esas modificaciones toman lugar en los núcleos y células de los individuos (mutación, cambios cromosómicos, recombinaciones genéticas) y luego en las poblaciones de esos individuos a través de procesos de selección natural y aislamiento reproductivo de las poblaciones. Las primeras proveen la variabilidad genética sin la cual los cambios no pueden darse; los últimos guían a las poblaciones dentro de los canales adaptativos (Stebbins, 1966). Todo ello está ayudado por el proceso ecológico de las migraciones de las poblaciones y de la hibridación de razas o subespecies estrechamente relacionadas. Más tarde aparece el concepto de extinción, lo cual no es mencionado en la teoría evolutiva neodarwinista de microevolución (Futuyma, 1992), pero que juega un papel preponderante para explicar la sobrevivencia de ciertos linajes bizarros. Las diversas teorías evolutivas actualmente vigentes tratan de explicar los mecanismos y causas que producen o mantienen los estados de fijación, de eliminación, o polimorfia de los alelos en sus respectivos *loci* génicos, o las bases nitrogenadas en sus respectivos sitios nucleotídicos. Así, la *teoría neodarwiniana* o sintética sostiene que esos mecanismos son la mutación y la selección natural; la *teoría*

neutral plantea que los mecanismos principales son las mutaciones y la deriva genética; y la *teoría casi-neutral* (que es similar a la neutral) agrega que los procesos de selección son de magnitud similar a las tasas de mutación (Valenzuela, 2012).

EL PAPEL DE LAS BARRERAS EN LA ESPECIACIÓN

En el mundo natural y en las relaciones entre especies, existe una infinidad de barreras que impiden ciertas funciones esenciales de las especies comprometidas. Las más trascendentes para la sistemática y la especiación son los mecanismos o las barreras reproductivas, que funcionan impidiendo el intercambio genético entre los miembros de poblaciones— que quedan aisladas una vez que han aparecido las barreras (Dobzhansky, 1937). De acuerdo con el momento en que ellas efectúan su acción se pueden catalogar como de pre-apareamiento (entre los miembros de una pareja real o potencial) que impiden la transferencia de gametos, de post-apareamiento (entre los miembros de una pareja) donde hay transferencia de gametos, pero no hay formación de cigotos; y postcigóticas donde hay formación de cigotos, pero con baja o nula viabilidad (Figura 2).

Dentro de todo el conjunto de barreras, aquellas geográficas suelen tener una importancia determinante en la evolución de las especies al impedir el entrecruzamiento sexual entre miembros de múltiples poblaciones. Así, un río de gran amplitud y caudal puede comportarse como una barrera efectiva para poblaciones de muchas especies pequeñas no nadadoras, como también una cordillera de cierta altura puede ser un impedimento al contacto entre múltiples poblaciones de ambos lados de las montañas, coartando el intercambio genético. Del mismo modo actúan las barreras ecológicas y las barreras etológicas. Una vez separadas las poblaciones, y con el transcurso del tiempo, es difícil la reproducción entre ellas si se vuelven a poner en contacto: han devenido en nuevas especies. Una de las explicaciones acerca de la riqueza de especies en Sudamérica se basa en la existencia de una infinidad de ríos de gran tamaño y caudal, así como montañas organizadas en tepuyes, cordilleras y sierras separadas por quebradas profundas, que han dejado a lo largo del tiempo geológico una serie de centros de origen o refugios ambientales, en los cuales se habría producido una masiva especiación. Para mayor discusión en este tema recomendamos las propuestas y discusiones en Croizat *et al.* (1974), Simpson y Haffer (1978), Croizat (1982), Duellman (1982) y otros, acerca de los patrones de especiación de la biota en los centros de origen y/o refugios ambientales sudamericanos.

Diversos tipos de modelos de especiación surgen según diferentes criterios, incluyendo el origen geográfico de barreras para el intercambio de genes o las bases genéticas y causales que impiden la reproducción (Figura 2), dando origen a diferentes tipos de especies, denominadas alopátricas, parapátricas y simpátricas (Futuyma, 2005). Las especies alopátricas aparecen por aislamiento francamente geográfico que impide el intercambio de genes a una tasa más que insignificante; de ellas se pueden diferenciar las especies vicariantes (divergencia de dos poblaciones grandes) de las especies peripátricas

(divergencia de una pequeña población a partir de una población original ampliamente distribuida). Por otra parte, se tienen las especies parapátricas que surgen de una población con una distribución continua (inicialmente subsiste un flujo de genes modesto), luego divergen y se aíslan reproductivamente, y las especies simpátricas, que se originan como poblaciones segregadas que ocupan nichos diferentes, o un hábitat diferenciado, dentro del rango de distribución geográfica de la especie originaria o ancestral por efectos ecológicos, etológicos o modificaciones genéticas.



Figura 2. Modelos de especiación según Futuyma (2005). La mayoría de las bases genéticas y causales pueden actuar en un contexto geográfico alopátrico, parapátrico, o simpátrico, y en algunas de las bases causales enunciadas bajo "divergencia genética" aplicado también sobre incompatibilidad citoplásmica, divergencia citológica, y/o especiación de recombinación.

También existe una especiación que tiene bases genéticas absolutas, donde las barreras reproductivas que aparecen pueden tener su origen en la divergencia genética (sustituciones alélicas en varios o muchos loci), en la incompatibilidad citoplasmática, en la divergencia citológica (poliploidía o reordenamiento estructural de cromosomas), o en la especiación por recombinación (Figura 2). Ésta última es más común en plantas, donde la hibridación (la reproducción sexual entre individuos de especies cercanamente relacionadas) algunas veces no solo origina especies poliploides sino también especies híbridas interespecíficas fértiles que pueden reproducirse consigo misma (autofecundación) o con un individuo similar, pero que se encuentran aislados

reproductivamente de ambos progenitores porque sus gametos tienen un número de cromosomas diferente al de sus padres. Estos genotipos, conocidos como alopoliploides, pueden llegar a formar una especie distinta a sus progenitores (Solomon *et al.*, 2013).

ESPECIES EXISTENTES: IDENTIFICACIÓN Y CLASIFICACIÓN

Actualmente se considera que el número de especies de seres vivos alcanzaría a unos 100 millones (Groombridge y Jenkins, 2000) (<https://archive.org/details/worldatlasofbiod02groo>), de las cuales tan solo han sido descritas un 20% (Zhang, 2011; 2013) y probablemente apenas alcance a un 1% del total que alguna vez existieron en los diversos ambientes de la Tierra, es decir, incluyendo los fósiles animales y vegetales (Llorente y Ocegueda, 2009; Mora *et al.*, 2011). Evidentemente esto plantea un reto de grandes proporciones, no solo de descubrir sino de describir y clasificar a una inmensa biodiversidad aún desconocida, donde los biólogos tienen la primera prioridad en actuar, acompañados de médicos, veterinarios, bacteriólogos, agrónomos, ingenieros forestales e ingenieros de recursos naturales, entre otros (Tabla 1).

La situación en Venezuela es de preocupación. ¿Cuántas especies existen en Venezuela? Nadie puede dar respuesta cierta a esa pregunta. Lo que se sabe es que nuestro país está dentro de los diez primeros países más ricos en biodiversidad, pero la mayor parte de esa riqueza está aún desconocida por la ciencia, por los estudiosos y por la ciudadanía en general. Un análisis somero de la información provista en la Tabla 2 (tomada de MARN, 2000), indica que la labor a realizar en un futuro cercano por los biólogos es inmensa.

El reto local, regional, nacional y mundial continúa siendo el de identificar y clasificar a todas las especies, tanto vivientes como fósiles, sean miembros de cualquier reino, para conocer la biodiversidad, que es el patrimonio hereditario del planeta, la huella evolutiva que ha dejado la vida.

La identificación de cada especie es una tarea filosófica y biológica. Filosóficamente, identificar implica encontrar los elementos que denotan la *unicidad* de la especie, la *esencia* misma del ser. Biológicamente, identificar implica encontrar las diferencias de la especie en cuestión con todas las demás especies. Cuando los seres vivos son objeto de uso, de cualquier tipo, hay un requerimiento adicional, que es una exigencia del Método Científico, que señala la obligatoriedad de la identificación para saber con cuál organismo se está trabajando y poder más tarde, sin dudas taxonómicas, repetir la experiencia y poder comunicarla científicamente. Esto es tan válido en las áreas morfológicas, como en las genéticas o moleculares. Si se trabaja con elementos vivos, es obligatorio conocer y reconocer a la especie involucrada; de hecho, la ciencia actual requiere que todos los investigadores identifiquen cada especie de manera exacta por su nombre (Solomon *et al.*, 2013).

Tabla 1. Número de especies descritas y estimadas en el mundo.

Taxón	Groombridge y Jenkins (2002)		Chapman (2009)	
	Especies Descritas	Especies Estimadas	Especies Descritas	Especies Estimadas
Virus			2.085	400.000
Bacterias	10.000	400.000 – 3 millones	7.643	> 1 millón
Archaea	175	?		
Protozoarios	40.000	100.000 – 200.000	28.871	> 1 millón
Algas	40.000	200.000 – 1 millón	12.272	Desconocido
Plantas	270.000	320.000	281.621	≈ 368.050
Hongos	72.000	1,5 millones	98.998	1,5 millones
Vertebrados	52.500	55.000	61.879	≈ 40.500
Equinodermos			7.003	≈ 14.000
Crustáceos	40.000	150.000	47.000	150.000
Quelicerados	75.000	750.000	102.248	≈ 600.000
Insectos y ciempiés	963.000	8 millones	25.120	5 millones
Moluscos	70.000	200.000	≈ 85.000	≈ 200.000
Anélidos			16.763	≈ 30.000
Nemátodos	25.000	400.000	< 25.000	≈ 500.000
Platelmintos			20.000	≈ 80.000
Cnidarios			9.795	Desconocido
Poríferos			≈ 6.000	≈ 18.000
Otros invertebrados			64.788	80.500

Datos tomados de: Groombridge y Jenkins (2002) y Chapman (2009).

Tabla 2. Diversidad de organismos vivos y descritos en Venezuela.

Reinos	Número de especies descritas
Monera	313
Hongos	1.103
Algas y Líquenes	2.205
Vegetal	16.681
Animal	115.674
Total	135.976

Datos tomados de: MARN (2000).

La condición internacional de la Ciencia exige, por otro lado, una denominación única para cada especie, de tal modo que ella pueda ser reconocida en cualquier lugar del mundo. Esta condición internacional se manifiesta en dos de las más amplias empresas asumidas por la ciencia, como son los proyectos *Catálogo de la Vida*

(<http://www.catalogueoflife.org>) y la *Enciclopedia de la Vida* (<http://www.eol.org>), que tienen como propósito el establecer la identificación, descripción, clasificación y catalogación de todos los seres vivos con base en la cooperación internacional de los científicos. A ello se agrega la preocupación por las actuales tasas de extinción que presentan las diversas especies vivientes, sobre todo vertebrados, que ha llevado a la firma de convenios internacionales, con los cuales múltiples gobiernos han asumido la gran tarea de proteger a la biodiversidad a través de la Convención para la Diversidad Biológica, tratado internacional que ha sido asumido por Venezuela junto a más de 190 otros países (Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, 2012).

LAS CLASIFICACIONES EN SISTEMÁTICA

El asombro provocado por la diversidad de los seres vivos ha sido desde tiempos remotos el elemento impulsor para descubrirlos, apreciarlos y clasificarlos. Es parte del desarrollo cognitivo de los humanos el elaborar permanentemente juegos clasificatorios, pero el lograr sistemas clasificatorios permanentes y de aceptación universal ha sido una de las tareas más duras y difíciles de las ciencias naturales. Al decir de Zhang (2011), descubrir y describir cuántas especies habitan la Tierra es una de las más fundamentales tareas de la biología, lo cual, una vez lograda parcialmente, generalmente como un trabajo regional, requiere establecer un ordenamiento de ellas; ese ordenamiento es la *clasificación natural*, la cual ha sido perseguida por los científicos desde siempre.

La clasificación y la determinación de parentesco o *filogenia*, de conjunto, constituyen la ciencia de la Sistemática, cuya tarea final es determinar las relaciones evolutivas entre taxones y la descripción de los patrones de los cambios evolutivos. Clasificación significa ordenamiento de los seres vivos y fósiles en grupos con base en semejanzas que reflejen relaciones evolutivas entre linajes (Solomon *et al.*, 2013). En este trabajo se discute parcialmente la megasistemática, definida como la sistemática concentrada en los niveles más altos de la jerarquía clasificatoria (Cavalier-Smith, 1998), en lo asociado a los Reinos de la Naturaleza.

El Proceso de Clasificación

Es necesario considerar los criterios a utilizar en un ejercicio de clasificación o taxonomía (Taxonomía = práctica de la clasificación, otorgación de nombres). Es posible utilizar cualquier característica o propiedad de una especie como criterio de clasificación, con el inconveniente de encontrar un sobremontaje de sus valores en cualquier par de esas características (Mayr, 1963). El buen criterio del investigador y su juicio, avalado por su experiencia, determinará las mejores propiedades o características a utilizar en el ejercicio de clasificación.

Lo primero a realizar es la **descripción** de la especie en estudio, en la cual la diagnosis establece la caracterización de cada uno de los atributos de esa especie que se consideren de valor taxonómico. Los atributos pueden ser morfológicos, fisiológicos, embriológicos, bioquímicos, etológicos, genéticos, moleculares o de cualquier otra naturaleza que se preste para una descripción. Si la especie en cuestión no ha sido descrita previamente y no está registrada en los anales de la ciencia, se procede a su descripción formal dándole difusión a través de una publicación científica. Su nombre debe seguir las reglas que ya están indicadas en códigos reconocidos internacionalmente. Al realizar la descripción de una especie debe asignársele un nombre que obedezca a los cánones del Sistema Binomial de Nomenclatura: a cada especie se le asigna un **nombre único** compuesto por un sustantivo que designa al género, y un adjetivo que modifica al sustantivo que se denomina **epíteto específico**.

Como ejemplos de estos proceder se señalan a continuación trabajos descriptivos estrictamente morfológicos, lo que era la regla en la ciencia venezolana hasta finales del Siglo XX, con la descripción de una especie de anfibio (Péfaur, 1993) y de un conejo venezolano (Durant y Guevara, 2001), mientras que dentro del proceder clasificatorio que utiliza criterios moleculares y morfológicos, que es la regla en el Siglo XXI, se reseña una publicación donde se clasifican varias especies de anuros del género **Tachiramantis** (Heinicke *et al.*, 2015).

En el actual desarrollo de la Sistemática han aparecido convenios donde se articulan las agrupaciones o sociedades de investigadores y se han conformado Comisiones Internacionales de Nomenclatura para cada categoría o especialidad de estudio, o para cada jerarquía en que se desarrollan las ciencias particulares de seres vivientes.

Por ejemplo, existe una Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, otra de Botánica, e incluso una para Bacterias y otra para Virus (Figuras 3, 4, 5 ,6). Existen numerosos comités que actúan como tribunales legales, los que, a través de la aplicación del Código respectivo, dirimen controversias relacionadas con la nomenclatura de las especies u otros taxones a los cuales aplican estos códigos. A modo de ejemplo de cómo proceden los reclamos nomenclaturales, sugerimos la revisión del trabajo de Molinari y Moreno (2018), donde se procede a modificar el nombre subgenérico de **Trypanosoma rangeli** Tejera, 1920, apelando a todas las consideraciones legales que indica el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999).

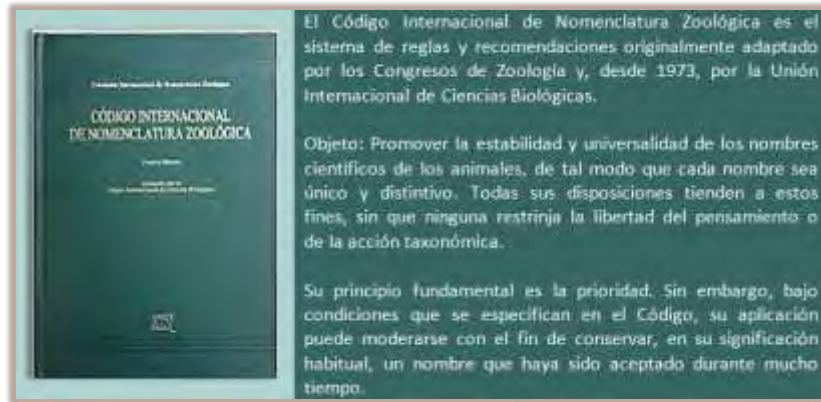


Figura 3. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Fuente: Imagen y texto tomados del propio Código Internacional correspondiente.



Figura 4. Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas. Fuente: Imagen y texto tomados del propio Código Internacional correspondiente.

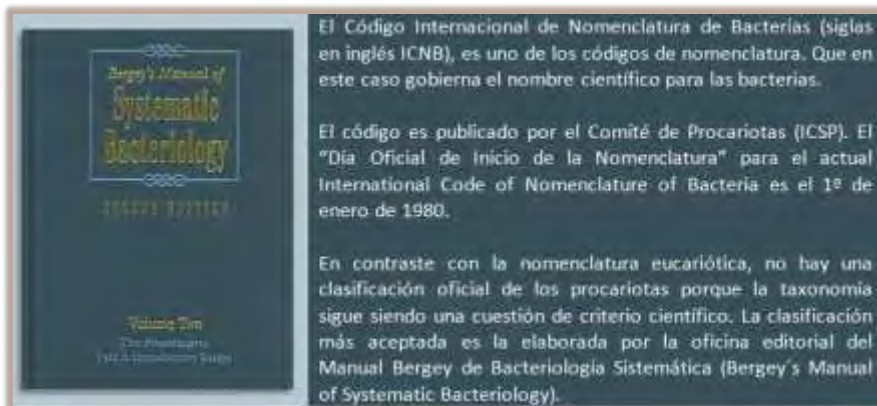


Figura 5. Código Internacional de Nomenclatura para Bacterias. Fuente: Imagen y texto tomados del propio Código Internacional correspondiente.



Figura 6. Código Internacional de Nomenclatura para Virus. Fuente: Imagen y texto tomados del propio Código Internacional correspondiente.

Las Jerarquías en la Clasificación

El concepto de Jerarquía es clave en los estudios sistemáticos, puesto que organizan la información y proveen una noción de inclusión de los niveles inferiores cada vez que se asciende en la escala jerárquica. Formalmente, estas categorías fueron establecidas en el Sistema Linneano de Clasificación y se han mantenido casi idénticas hasta el día de hoy. Estas categorías van en orden descendente desde Reino hasta Especie, pasando por el Phylum o División (que es usada en Botánica), la Clase, el Orden, la Familia y el Género, las cuales han demostrado ser válidas, aunque no naturales, y se conservan dando solidez al proceso clasificatorio. Cada una de ellas incluye a todos los niveles inferiores, por ejemplo, el Orden Roedores incluye a todas las familias de roedores, y a su vez cada familia incluye a todos los géneros de esa unidad familiar. Una clasificación jerárquica debería ser o tender a ser natural; esto es, debe incluir en el mismo grupo a individuos que presenten una suma de caracteres comunes o que tengan antepasados comunes inmediatos (Ricardi, 1977).

Sin embargo, muchos sistemáticos argumentan que las categorías tradicionales jerárquicas linneanas son limitantes y no se ajustan bien a los hallazgos biológicos recientes, sosteniendo que el uso de reinos, clases y demás categorías son problemáticas ya que la clasificación que se emplea debe modificarse con frecuencia conforme se reúnen más datos. De allí que proponen alejarse de ellas y utilizar otras denominaciones y procedimientos evolutivos.

A pesar de estas propuestas de alejamiento, las categorías linneanas siguen utilizándose, aunque con modificaciones. Entre otros cambios, se ha producido un incremento en su número en la medida que se reconocía la complejidad de organización de las especies. Generalmente el incremento ha implicado la introducción de un taxón superior y un taxón inferior a las categorías clásicas; por ejemplo, para Familia se

introduce una Superfamilia y/o una Subfamilia. Sin embargo, de acuerdo con los intereses de los investigadores éstas pueden aun seguir dividiéndose; en algunos casos la división ha sido abundante, tanto por encima como por debajo de la jerarquía linneana; es corriente la ultra división jerárquica en el ámbito de la botánica (Ricardi, 1977), así como en ciertas ramas de la zoología entomológica y mastozoológica (Ellerman, 1966; d'Aguilar, 2006). Colocamos como un ejemplo, a la amplia gama de taxones que pueden usarse en una clasificación formal de las ratas comunes, *Rattus norvegicus* y *R. rattus*, en las que, a las siete categorías normales, ¡se le han agregado 21 categorías más! (Figura 7).



Figura 7. Clasificación taxonómica completa (desde Reino hasta Género y Especie) de las ratas del género *Rattus*. Fuente: J. E. Péfaur-Vega *et al.* (2022).

Establecer entonces la jerarquía implícita o explícita de un grupo (especie o el taxón bajo estudio) pasa a ser un requisito en el trabajo sistemático de cualquier investigación que se proponga en el ámbito de los seres vivos.

LA FILOGENIA EN SISTEMÁTICA

El paso metodológico siguiente es el correspondiente a establecer la filogenia o el parentesco evolutivo de la especie o del taxón bajo estudio en relación con otros taxones. La filogenia analiza el origen de las discontinuidades (especiación) y la hibridización, que es el quiebre de los mecanismos reproductivos. Para ello es conveniente determinar el grado y la ruta seguida por las relaciones de parentesco de la especie u otro taxón bajo estudio tratando de establecer los nexos que puedan existir entre la especie estudiada y otras afines investigando sus antecesores comunes, construyendo las rutas evolutivas entre los seres. El resultado suele ser un **árbol filogenético**, el cual constituye una hipótesis sobre la historia evolutiva, que puede o no expresarse en una clasificación. Los árboles filogenéticos son representaciones gráficas de las hipótesis de relaciones evolutivas entre organismos que tienen un ancestro común. La manera como se entregan los resultados de un ejercicio filogenético es a través de árboles que tienen distinta nominación de acuerdo con la escuela de clasificación a la que se suscriba el investigador. Estas representaciones gráficas, en las que algunas incluyen el tiempo geológico demorado en cada cambio evolutivo, se denominan dendrogramas, que pueden ser del tipo filogramas, fenogramas o cladogramas, según sea la escuela de clasificación seguida (Figura 8).

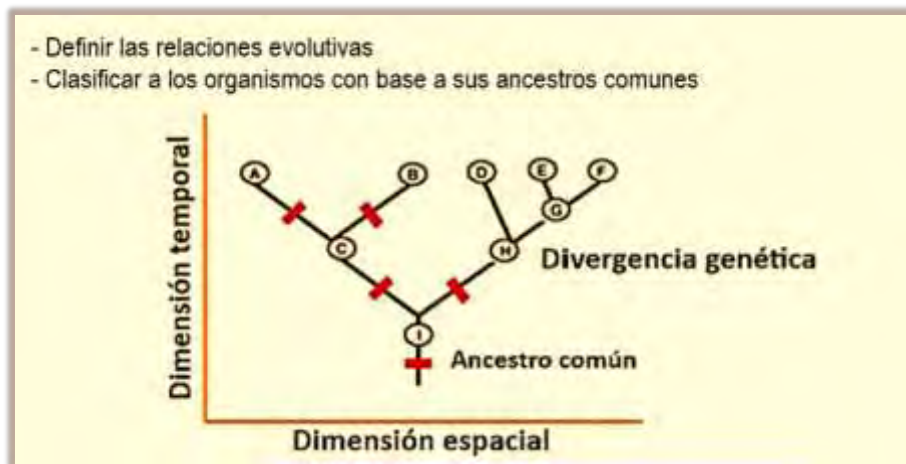


Figura 8. Reconstrucción de las relaciones evolutivas (Filogenia) de los organismos.

Fuente: Modificado de <https://es.wikipedia.org/wiki/filogenia/media/Archivo:cladogramanotansimple.png>

Obviamente, una vez obtenida la clasificación y la filogenia del taxón en cuestión, se procede a integrarlo en un análisis mayor, que va incrementando las clasificaciones y la filogenia: si se comenzó con especie, el paso siguiente corresponde al género, y luego a la familia y así sucesivamente hasta alcanzar a los phyla o divisiones. Utópicamente, esto llevaría a obtener el árbol genealógico (clasificación + filogenia) de todo un reino, e incluso

a la elaboración de un árbol de la vida completo, situación que está lejos de ser alcanzada puesto que hasta ahora solo las clasificaciones son reales aun cuando cambiantes y dinámicas, mientras las filogenias, establecidas por cualquier método, son solo hipótesis de trabajo.

Los avances genéticos y su manera de interpretar el papel de los genes en la transmisión de la información biológica, ha dado pie para que algunos sistemáticos cuestionen la idea de un “árbol de la vida”, para entender las relaciones evolutivas globales y planteen más bien la idea de un “*arbusto de la vida*”; es decir con más divisiones o arranques evolutivos en la base, que sería más complejo, pero que mostraría más fehacientemente que el ancestro común de todos los seres vivos no sería *una* especie (el inicio del tronco del árbol de la vida) sino sería una *comunidad de especies* (los varios troncos del arbusto de la vida), con una intensa conexión entre sus múltiples ramas. Incluso, otros han propuesto la existencia de un *anillo de la vida*, donde las arqueas y las bacterias estarían intercambiando sus genes por transferencia horizontal, mientras los eucariotas estarían sujetos a un proceso de cladogénesis permanente (Futuyma, 1992; Solomon *et al.*, 2013).

Recientemente ha alcanzado un gran desarrollo la genómica y una cohorte de procederes asociados a ella que implican el almacenamiento de datos de todo tipo, con el objetivo de establecer el genoma de cada especie, así como su utilización en estudios de filogenia. Uno de los procederes más recientes en la clasificación de organismos consiste en el uso de datos genómicos, obtenidos a través de estudios de biología molecular, donde se comparan las secuencias de ADN de los genomas completos de las especies bajo estudio.

ESCUELAS DE CLASIFICACIÓN: Tras La Búsqueda de la Filogenia

Actualmente, establecer una clasificación tiene tantos problemas como hace tiempo atrás, a pesar de los avances tecnológicos que se han producido en las últimas décadas. Para lograrlo se requiere tener previos conocimientos de sistemática y de filogenia, así como una aproximación crítica al concepto de especie y un profundo meditar acerca del proceso evolutivo. Es notoria la sucesión de cambios que en los últimos decenios ha experimentado la Sistemática, tanto en la parte de la nomenclatura como en la parte filogenética; estos cambios reflejan sin duda el proceso creativo y dinámico de la Ciencia, en particular, de la Sistemática. Desde la aparición de la teoría evolutiva darwiniana, han sido numerosos los cambios y modificaciones que el sistema clasificadorio ha tenido, debido más que nada al incremento de conocimientos en la segunda mitad del Siglo XX y en lo que va del Siglo XXI. Notorios han sido los avances en embriología comparativa, en paleontología animal y vegetal, en genética, en bioquímica, en la biología del desarrollo y en análisis moleculares, ayudados por la informática, que han beneficiado el avance de la filogenia. Uno de los más resaltantes fue el encuentro por Champion de la técnica denominada *reloj evolutivo molecular* que ha permitido discriminar edades de la separación de taxones, lo que corresponde a conocer la separación de los linajes que les dieron origen (Solomon *et al.*, 2013).

Todos estos procedimientos científicos han contribuido, sin duda, a los inesperados y fuertes cambios hechos en la Sistemática. Dentro de este campo resaltan al menos tres escuelas que han aprovechado estos avances para sentar sus bases procedimentales. Estas escuelas son las denominadas Sistemática Evolutiva, Taxonomía Numérica y Sistemática Filogenética.

La **Escuela Sistemática Evolutiva** está basada en el concepto de especie biológica, compuesta por poblaciones + genealogía + evolución. Su objeto es reconstruir filogenias y representarlas en forma de clasificaciones, denominadas *filogramas*. Los filogramas muestran las ramificaciones logradas en el proceso de la evolución, las ramas son proporcionales al grado de divergencia filogenética (eje horizontal), contienen especies ancestrales en los nodos y en el interior de las ramas, donde el eje vertical representa el tiempo transcurrido desde la divergencia correspondiente (Figura 8). Los proponentes de esta escuela fueron **Julian Huxley**, quien desarrolló el concepto de Síntesis Evolutiva Moderna en 1942; **George Gaylord Simpson**, quien colocó de relieve a la paleontología como una ciencia sistemática sobre la cual basar las clasificaciones, en diversas publicaciones a lo largo del período 1944-1980; y **Ernst Mayr**, creador del concepto de especie biológica, que modificó todos los aspectos de la teoría darwiniana para entrar a un período neodarwinista, así como diversos otros aspectos de la moderna sistemática, en un conjunto de publicaciones que abarcan desde 1942 a 1982 (Stebbins, 1966; Futuyma, 1992; Ureta, 2012).

La **Escuela de Taxonomía Numérica** está basada en el análisis fenético, que es una técnica cuya finalidad es la clasificación de los organismos, basándose en su similitud de carácter morfológico u otras características observables, sin tomar en cuenta su filogenia o sus relaciones evolutivas, que se trabajan con procedimientos matemáticos. Su representación gráfica se expresa en *fenogramas*. En estos dendrogramas la longitud de sus ramas es proporcional al grado de semejanza fenotípica entre los organismos, pero no dan información alguna sobre la evolución de los organismos sino tan solo su relación fenotípica. Entre las dificultades encontradas por los proponentes y usuarios de esta escuela, están las objeciones al encontrar especies fuertemente relacionadas pero que han divergido morfológicamente, son colocadas en grupos clasificatorios aparte, mientras que las especies que son similares morfológicamente pero que tienen poca relación se sitúan en un mismo grupo. Los proponentes de esta escuela son los estadísticos **Robert H. Sokal** y **Peter H. A. Sneath**, quienes irrumpieron en la década de los 70's del siglo pasado con propuestas biométricas y estadísticas, para descubrir los pasos evolutivos y de parentesco de los organismos.

La **Escuela Sistemática Filogenética** (Filogenómica, Cladista o Cladística) persigue la clasificación de los seres vivos basada en su historial evolutivo, considerando los ancestros comunes, la divergencia evolutiva y la desigualdad en las tasas evolutivas de las especies. El producto es una figura o diagrama similar a un árbol, denominado *cladograma*, que es una propuesta teórica del historial evolutivo de la o de las especies comprometidas. Hay un tronco inicial, los más antiguos antepasados, y ramas de distinto

grosor y aparición, que remedan a la madurez del árbol y, en este caso, a la aparición de taxos cada vez más recientes en la historia geológica del planeta. Para cada taxón se podrían inferir relaciones filogenéticas – de parentesco, estableciendo su relación histórica, su evolución. El cladograma considera a las características de un antecesor común, denominadas plesiomórficas, o bien considera las características de las especies actuales (que conforman el clado), denominadas apomórficas. Igualmente utiliza en su construcción a las propiedades o caracteres derivados compartidos o sinapomorfias de los organismos bajo estudio. Este proceder genera clados, grupos de organismos que descienden de un ancestro común, los cuales pueden ser monofiléticos, polifiléticos o parafiléticos (Wiley, 1981; Solomon *et al.*, 2013) de acuerdo con la relación basal que tengan entre ellos y la inclusión o no de todos o de parte de sus descendientes (Figura 9). Su principal proponente fue el entomólogo alemán **Willi Hennig** (1979), el cual fue rápidamente acompañado por una miríada de biólogos durante las dos últimas décadas del Siglo XX. Hoy es la escuela más aceptada dentro de la comunidad científica mundial. La Tabla 3 muestra de manera comparada otros elementos de estas escuelas.

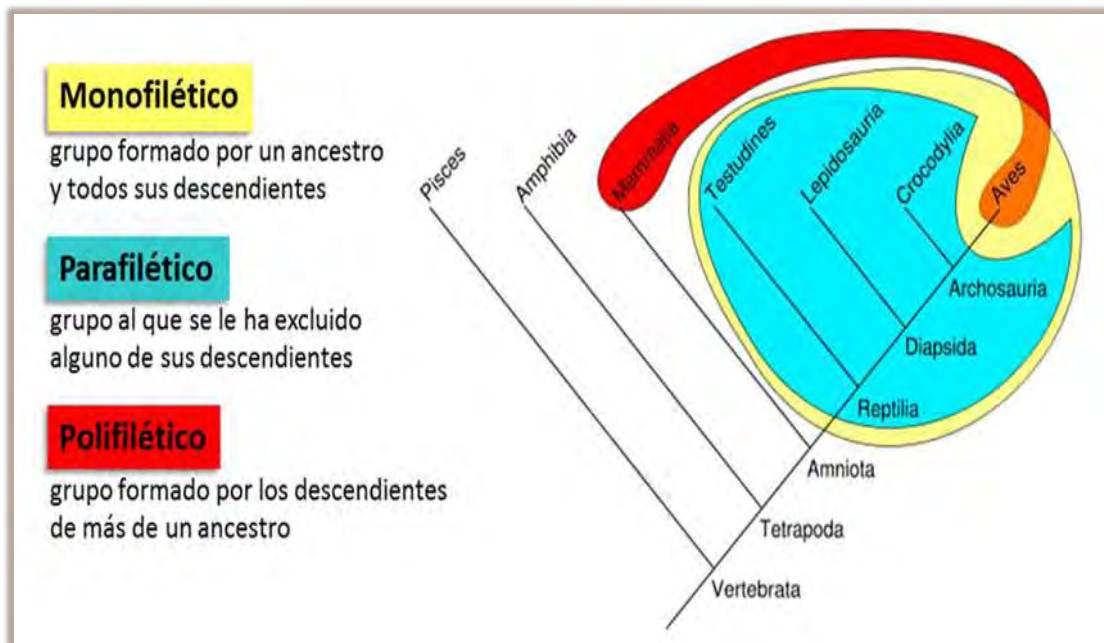


Figura 9. Los grupos filogenéticos: Monofilético, Parafilético y Polifilético.

Fuente: Modificado de: <https://es.m.wikipedia.org/wiki/Archivo:Phylogenetic-Groups.svg>

Tabla 3. Comparación de las diferentes escuelas de clasificación genética.

Escuela	Sistemática Evolutiva	Taxonomía numérica	Sistemática filogenética
Fundamento	Relaciones evolutivas	Similitud total	Cladogénesis
Principio	La evolución ha creado grupos naturales, la clasificación debe reflejarla	Refleja la similitud total. Todos los caracteres tienen el mismo peso	Destaca el valor de la especiación o cladogénesis
La gráfica de las relaciones entre organismos representa	Divergencia	Utilidad y conveniencia para la clasificación	Hipótesis evolutivas
Homología	Evolutiva, importante	No se considera, solo es operativa	Evolutiva, de importancia primaria
Unidad de estudio	Especie biológica	Unidades taxonómicas operacionales (OTU)	Semaforonte
Fósiles	Pueden ser muy importantes	No se usan	Pueden ser usados, pero son poco importantes comparados con las especies vivas
Representación gráfica	Filograma	Fenograma	Cladograma

LOS ACTORES DEL PROCEDER CLASIFICATORIO

I. Naturalistas: los Filósofos

El conocimiento de las cosas nace de la curiosidad intrínseca del ser humano; ese afán por el conocimiento fue uno de los elementos claves del asentamiento universal del pensamiento griego. Dentro de los mayores pensadores filósofos y naturalistas iniciales estuvo Aristóteles, discípulo de Platón, quien se aproxima a la historia natural con nuevos bríos y razonamientos.

Aristóteles (384 AC-322 AC; Stagira, Macedonia) desarrolló varias ideas sustanciales para la Historia Natural de su tiempo, y de aquella que perduró por dos milenios en el pensamiento europeo, considerado como universal. En su extensa obra filosófica, que la consideraba como el ensamble ordenado del saber, propone una clasificación de los seres vivientes en los reinos *Plantae* y *Animalium*, además del reino *Metallicum*, donde asentaban los dos previos (Knobloch, 1948; d'Aguilar, 2006). Él manifiesta su apreciación de que toda la vida y los seres vivientes podían ser arreglados en un cierto

orden, con los humanos en el tope, seguido por otros animales mamíferos, y luego una seguidilla de animales yendo hacia abajo -reptiles, peces- hasta llegar a las plantas. Este **concepto fue asignado como una de sus propuestas y conocido como “la Escalera de la Vida”, fundamento que fue sostenido por los naturalistas hasta bien entrada la edad moderna**, en el siglo XVII (Adams, 1969). Aristóteles resume sus conocimientos, así como los conocimientos acumulados hasta ese entonces en el mundo antiguo, en su obra *Historia de los Animales*, sobre los componentes del Reino Animalia, a los que clasificó de acuerdo a los líquidos circulantes en sus cuerpos, repartiéndolos en animales **con sangre** y animales **sin sangre**. Las plantas fueron divididas en tres grupos: las **hierbas**, con tallos tiernos, **arbustos** con ramas abundantes y leñosas, y **árboles** con tronco leñoso.

Tres siglos más tarde, los escritos de **Plinio El Viejo** (23-79; Como, actual Italia) establecen una nueva clasificación en su obra *Historia Natural*. Su clasificación está orientada hacia los animales basada en el uso del ambiente, catalogando a los animales en **terrestres**, **acuáticos** y **aéreos** (Knobloch, 1948).

II. Naturalistas: los Anatomistas

Entre los conceptos iniciales del aristotelismo, en el Siglo II AC, y los nuevos y valederos conocimientos para la ciencia transcurrieron muchos años, hasta los siglos XVI y XVII cuando aparecieron los estudios de Copérnico, Vesalius, Harvey, Steno, Malphigi y van Leeuwenhoek, que fueron dando las bases para nuevas concepciones de la ciencia, así como para permitir la reestructuración del orden en la clasificación de animales y plantas. Luego de pasar mucho tiempo, casi dos milenios de quietud en los conocimientos científicos, **Nicolás Copérnico** (1473-1543; Torun, Polonia) y **Andreas Vesalius** (1514-1564; Bruselas, Bélgica) fueron verdaderos revolucionarios en el siglo XVI, con sus obras en astronomía y en anatomía, respectivamente. Copérnico, astrónomo polaco, estableció en su teoría que el sol estaba en el centro del universo; que la tierra giraba en torno a su eje una vez cada día y que la luna giraba a su alrededor, todo ello publicado en 1543, año de su muerte. Por su parte Vesalius, médico anatomista belga, fue capaz de revisar, modificar y replantear los conocimientos anatómicos tan necesarios para el desarrollo de la medicina y que eran inamovibles desde Aristóteles y Galeno; sus trabajos de disecciones en animales y humanos, publicados también en 1543, cambiaron la senda de los trabajos en historia natural.

Ya en el siglo XVII, en 1628, el anatomista inglés **William Harvey** (1578-1657; Folkestone, Inglaterra) descubrió experimentalmente la circulación de la sangre, conocimiento que contribuyó al entendimiento del concepto de vitalidad de los seres vivos, a través de una nueva modalidad de estudio: la fisiología.

Es **Nicolás Steno** (1638-1686; Copenhague, Dinamarca), anatomista danés, quien abre las puertas al concepto de relaciones, al unir la morfología de los animales vivos con los fósiles de la región de Toscana, Italia, donde él era médico del Gran Duque; supuso que los fósiles eran los restos de animales del pasado, y los asoció a las estructuras de las

rocas y los suelos de la región. Con estos estudios produjo un novedoso y moderno tratado de geología, en el cual planteó nuevas ideas acerca del origen de la tierra, consideradas como preconceptos de evolución (Adams, 1969).

III. Naturalistas: los Microscopistas

Un importante lugar en la historia de la biología lo ocupa **Marcelo Malpighi**, (1628-1694; Boloña, Italia), acucioso investigador con estudios de medicina y anatomía, considerado como un pionero de la anatomía de las plantas, es quien devela la estructura íntima de los bronquios y riñones humanos, y de múltiples órganos de los insectos, ayudándose en el reciente descubrimiento del microscopio; para los primeros publica el *Tratado de las Visceras* y, para los otros, un primer *Tratado de Anatomía Entomológica*. Su interés en la botánica, lo lleva a estudiar en profundidad la anatomía de las plantas, en la que junto a un colega amigo, **Nehemiah Grew** (1641-1742, Warwickshire, Inglaterra), se aproxima al conocimiento de uno de los secretos de la vida, ya que al estudiar las células **de las plantas revelaron la estructura de los tejidos** (Adams, 1969; d’Aguilar, 2006).

La observación de los elementos pequeños de la vida da brillo a los trabajos de **Anton van Leeuwenhoek**, (1632-1723; Delf, Holanda). La construcción de nuevos y mejores microscopios le permitió estudiar la estructura de las células de plantas y los capilares animales, siguiendo los trabajos de Malpighi, así como realizar cortes histológicos en células y tejidos de las plantas que exaltaron las ciencias morfológicas. Estudió aspectos de la fertilización en animales, identificando los espermios de animales mamíferos, con lo **que desarrolla la idea de un “flujo de la vida”, transmitido por esas células sexuales** (Knobloch, 1948; Adams, 1969). Fue el primero en observar y describir protozoarios, y otros seres vivos microscópicos— razón por la cual se le conoce como el padre de la Microbiología.

IV. Clasificadores Morfológicos

Las colecciones de plantas y animales en Europa incrementaron su tamaño en la medida que los viajes a tierras lejanas se hacían cada vez más frecuentes, y los sistemas de clasificación y ordenamiento eran insuficientes e inadecuados para su propósito. Por largo tiempo el conocimiento de estos miles y miles de especímenes estuvo en un estado caótico que, con el mejoramiento de los métodos de estudio, lupas, microscopios y otros utensilios, más el incremento de viajeros y naturalistas alrededor del mundo, hizo que el número de animales y plantas conocidos fuese un caos intolerable (Shull *et al.*, 1924). Por ello, **Augusto Quirino Rivinus** (1652–1723; Leipzig, Alemania) y **Joseph Pitton de Tournefort** (1656-1708; París, Francia), ambos botánicos, elaboraron otros sistemas clasificatorios, que permitieron que nuevas ideas taxonómicas aparecieran. Aún se considera que Tournefort elaboró uno de los mejores métodos clasificatorios basado en la morfología de las plantas.

De igual modo, la búsqueda de otros métodos que incrementaron el ordenamiento de los seres vivos llevó a **Jhon Ray** (1627-1705; Black Notley, Inglaterra), quien ha sido señalado como el primer sistemático verdadero, a desarrollar el **concepto de especie** para utilizarla como sustento de su clasificación botánica (Mayr, 1963), con lo cual logró situar y diferenciar a más de 18.000 plantas en su *Historia Plantarum*, que contenía casi todo el conocimiento botánico para la época. Ray establece nuevas normas de clasificación que, aunque inadecuadas, permitieron manejar el acúmulo de información de manera satisfactoria para la época. También propuso para los animales un sistema clasificatorio basado en una tabla dicotómica, donde se distinguían caracteres anatómicos que identificaban varios grupos, que incluso hoy se reconocen como naturales (Shull *et al.*, 1924).

El siglo XVIII se inicia cargado de ideas renovadoras y con gran impulso para el desarrollo de la incipiente ciencia; es el siglo de los grandes naturalistas. Uno de los primeros en ser reconocido como tal es **Carl von Linneo** (1707-1778; Rashult, Suecia), a quien se le reconoce por haber formulado una guía segura para una nueva clasificación de los seres vivos, sacando a la Historia Natural del caos clasificatorio en que se encontraba. **Esto le valió ser considerado como el “legislador” de la botánica y la zoología**, por las reglas sugeridas en sus trabajos y por la influencia e impacto que éstas tuvieron en las demás ciencias de la naturaleza, provocando una verdadera revolución, análoga a aquellas que tuvieron las obras de Copérnico, Vesalius, Galileo, o Newton en sus respectivos dominios. Uno de los principios de las novedosas propuestas de Linneo estriba en la conceptualización de la especie como el taxón más importante para la clasificación (Mayr, 1963), siendo el elemento base del agrupamiento natural de los organismos. Su sistema de clasificación incluía cinco rangos jerárquicos o unidades sistemáticas fundamentales: Clase, Orden, Género, Especie y Variedad, aparte del Reino, que estaba en existencia de manera previa desde Aristóteles. Los reinos reconocidos por Linneo eran *Vegetabile* para las plantas, *Animale* para los animales y *Lapideum* para la parte inorgánica o metálica (Hoquet, 2005).

Una de las dificultades mayores que tenían los naturalistas en las clasificaciones previas era la de obtener descripciones de especies y diagnosis inteligibles. Frente a estas dificultades, Linneo establece en el siglo XVIII su sistema natural de clasificación de vegetales y animales, que conllevaba inicialmente la descripción de cada planta a partir del **“tipo”**. **El concepto era absolutamente morfológico. El diagnóstico que se realizaba a cada nueva especie era una descripción basada en un ejemplar seleccionado que, de allí en adelante, era considerado el “tipo” de la especie. Todos los ejemplares eran iguales a él;** por ende, pertenecían a esa especie. Esta determinación del patrón de la especie era fija. Las especies eran inmutables en espacio y tiempo.

Linneo propuso además un sistema de terminologías aplicables a diferentes tipos de morfología, dejando de lado los nombres comunes de plantas y animales, y sustituyéndolos por nombres científicos propios para cada unidad (especie), conformados por dos palabras latinas, que pudieran ser entendidas y usadas por científicos de cualquier

parte del mundo. Este aporte, denominado Nomenclatura Binomial, que aún hoy está en uso, emplea una primera palabra que corresponde al género y una segunda al nombre específico. Las diagnósticos de las especies eran breves, en latín, pero lo suficientemente claras como para reconocer cualquier especie al ser comparada a ésta. Su clasificación **estaba basada en la concepción de una especie “tipo”, fija, sin posibilidad de cambios**, inmutable. Por ello ha sido considerado como proponente del *fijismo*, en oposición al *evolucionismo*, situación que cambia en la madurez y vejez de Linneo (Adams, 1969). Sus más fundamentales contribuciones están plasmadas en dos de sus obras: *Species Plantarum* publicada en 1753, con los nombres y descripciones de las plantas, y *Systema Naturae* publicada en 1758, acerca de los nombres y descripciones de los animales (Adams, 1969; Hoquet, 2005).

V. Clasificadores Sistemáticos

Con distintas ideas acerca de lo que era la evolución, un grupo de clasificadores franceses y alemanes emergen en el Siglo XVIII y comienzos del XIX, modificando sustancialmente el concepto de la especie tipológica y su transcurrir histórico. Sus concepciones aceptaban la idea de un cambio o transformación en las especies, con la consiguiente aparición de otras nuevas.

Sin duda que **Jean Lamarck** fue uno de los más atrevidos y originales de los clasificadores sistemáticos; estudioso contradictorio incluso con y en sus propias ideas. Originalmente un militar, intentó estudiar medicina, pero no se logró graduar; sin embargo, desarrolló habilidades para conocer las plantas y gracias a ello logró un cargo en el Jardín Real, en París. Trabajando bajo la orientación de **Bernard de Jussieu**, le fue entregada la responsabilidad de clasificar las plantas alrededor de la ciudad de París, donde desarrolla su propio sistema clasificatorio, una mezcla de las clasificaciones de Linneo y de Tournefort, más su propio aporte (Adams, 1969). Versátil en sus conocimientos, propuso una Física Terrestre capaz de develar las leyes responsables de los fenómenos que afectan a la Tierra, dividiéndola en tres partes esenciales: lo relacionado con la atmósfera, la *meteorología*; la relacionada con la corteza externa del globo terráqueo, la *hidrogeología*, y la relacionada con los cuerpos vivientes, la *biología*, dándole a esta última una relevancia que ningún naturalista previo le había asignado **antes. Acuñó el término “Invertebrados” para denominar a todos los animales no incluidos** en el taxón vertebrados, a los cuales definía la presencia de vértebras en su esqueleto interno. Claramente los animales invertebrados eran todos aquellos animales que no poseían vértebras. En sus primeros tiempos elaboró una compleja teoría de la generación espontánea, en la que los seres resultantes eran producto de los fluidos y las fuerzas físicas presentes en el ambiente (Corsi, 2006). Elaboró una monumental obra sobre los invertebrados fósiles de los alrededores de París, lo que le valió el reconocimiento internacional. Sus escritos mayores están en sus obras *Investigaciones sobre la Organización de los Cuerpos Vivientes*, *Filosofía Zoológica*, e *Historia Natural de los*

Animales sin Vértebras. Su mayor contribución se expresó en la propuesta de una particular teoría evolutiva, mucho antes que apareciera la teoría evolucionista de Darwin, según la cual los animales pasan a través de una adaptación progresiva para hacer frente a las condiciones del medio ambiente; estas adaptaciones quedaban registradas en las células germinales y, por lo tanto, se transmitían a la descendencia (Osborn, 1918; Johansson y Rendel, 1972; Gayon, 2006; Tirard, 2006). Lamarck creía que no podían generarse nuevas especies y, sin embargo, planteaba ideas acerca de cambios evolutivos a través de los cuales los seres vivientes se ajustaban al ambiente. Compartía la idea del beneficio de producir altos números de hijos, para permitir la sobrevivencia de unos pocos y tener un equilibrio numérico posterior (Adams, 1969).

Uno de los más notables clasificadores fue **Georges Cuvier** (1769-1832; Montbéliard, Francia), un estudioso de la anatomía comparada de los vertebrados cuadrúpedos y de la paleontología, mayormente basada en los huesos de elefantes fósiles y vivientes, a los que les analizó su distribución pasada y reciente, elaborando ideas acerca de modificaciones evidentes en su morfología, desarrollando un particular concepto de los cambios adaptativos animales; con todo, fue el más fuerte oponente a la teoría lamarckiana. De igual manera, estudió los fósiles de moluscos y peces, así como también estableció una clasificación de los gusanos en base a sus nervios y órganos circulatorios. Sus obras mayores fueron las ***Lecciones de anatomía comparada, Discurso sobre las revoluciones del globo, Tabla elemental de la historia natural de los animales, Reino Animal, e Historia natural de los peces***. Fue director del Museo de Historia Natural de París, donde rechazó y frenó la difusión de las ideas transformistas de Lamarck. También fue un político que supo atravesar las diversas etapas de los gobiernos franceses del final del siglo XVIII y comienzos del XIX, pasando siempre como hombre importante en el Antiguo Régimen, en la Revolución Francesa, durante el Imperio Napoleónico e incluso en el período de la Restauración, sin perder nunca su poder ni su influencia sobre los respectivos líderes de esas etapas. Fue responsable de las reformas educacionales impuestas por Napoleón tanto en Francia como en los países conquistados en Europa (Adams, 1969; Taquet, 2006). Algunas de esas normas continúan siendo aplicadas en la educación de múltiples países.

Sin embargo, es **Ernst Haeckel** (1834-1919; Postdam, actual Alemania), zoólogo, anatomista y artista, estudioso de los invertebrados principalmente marinos, quien remueve las bases de la biología contribuyendo a una nueva concepción de la Sistemática, con éxito en los aspectos de la clasificación y en la filogenia de los organismos. Realizó estudios morfológicos, paleontológicos y embriológicos, en todos los cuales dejó una contribución trascendental. Fue discípulo y admirador de Humboldt, de quien le nace su vena naturalista y su deseo de integrar la ciencia con el arte. Junto con Thomas Huxley, fue de los más ardientes defensores de la teoría evolutiva de Darwin (Wulf, 2017), y **principal defensor y difusor de la teoría en Alemania. Proponente de la “Ley Biogenética”**, en la cual se asume que la ontogenia es una recapitulación de la filogenia lo que, según Mayr (1963), ha sido probada como errónea. Planteó como fundamental la división entre

los Procariotas y Eucariotas. Propuso la existencia de tres reinos en la naturaleza viva: Protista, Plantae y Animalia. Estableció el taxón Metazoa, como una denominación de los eucariotas multicelulares, y el taxón Monera donde asentó a las bacterias.

Su obra magna fue el libro *Morfología General de los Organismos (1866)*, que contiene mil páginas en dos tomos sobre evolución y morfología. Sus conceptos de evolución eran sustancialmente los entregados por Darwin, de quien Haeckel era admirador y defensor de sus ideas. Darwin recibe una copia del libro conteniendo una dedicatoria a él; más tarde Darwin mismo aseveró que el libro era el más magnífico elogio que había recibido alguna vez. **Al decir de Wulf (2017): “El libro Morfología General no fue solo un llamamiento a respaldar la nueva teoría de la evolución, sino también el libro en que Haeckel dio por primera vez el nombre a la disciplina de Humboldt: Oecologie, ecología, formada a partir de las palabras hogar en griego - oikos - y aplicada al mundo natural, era la ciencia de las relaciones de un organismo con su entorno.” Por otra parte, sus conceptos de morfología estaban basados en cuidadosas disecciones escudriñadas comparativamente.**

Fue un precursor de la Filogenética al graficar en su obra un quizás primer árbol filogenético para los miembros de los tres reinos por él propuestos, conocido como el “Árbol de la Vida”, y considerado como un sistema de clasificación evolutiva (Scamardella, 1999). El árbol fue su contribución hacia el establecimiento de relaciones de parentesco entre los taxones miembros de cada reino (Figura 10). A partir de esta idea se establece la filogenia como una nueva concepción del desarrollo evolutivo de los seres vivientes. La idealización de un árbol filogenético que relacione a todos los seres persiste hasta el día de hoy, dando sustento a la base filosófica del proceso evolutivo planteado por la escuela cladista. Es curioso que unos años antes, Darwin esbozó un árbol de relaciones entre las especies, que fue presentado como una gráfica en uno de sus “Cuadernos” y también como la única gráfica en el libro El Origen de las Especies (Ureta, 2012; Veloso y Méndez, 2012), pero el árbol presentado por Haeckel, establece las relaciones de parentesco, o similitud morfológica, entre los miembros de los tres reinos, logrando así dar a conocer novedosísimas relaciones filogenéticas teóricas, que aún persiguen la filogenia y el cladismo (Figura 10).

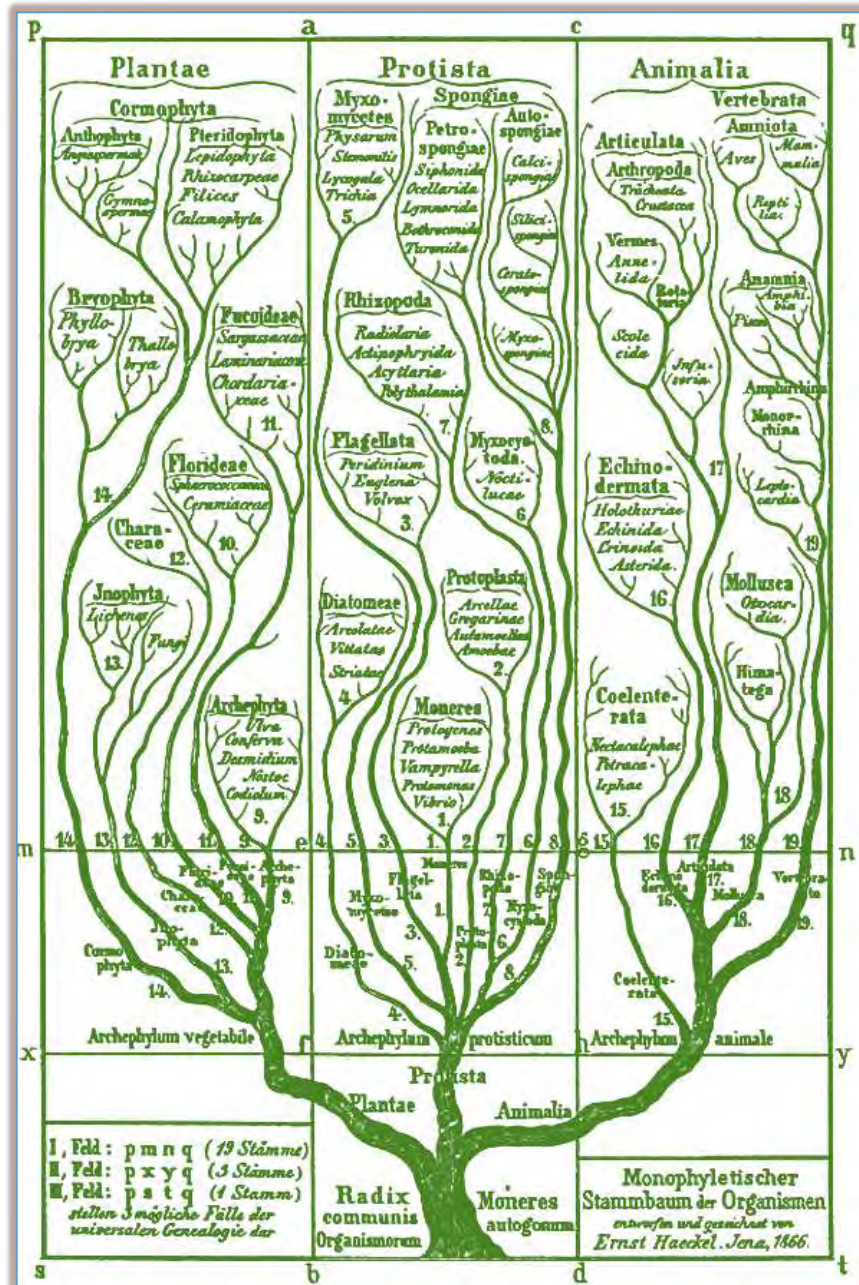


Figura 10. Árbol de la Vida de Ernst Haeckel (Diseñado en 1866). Incluye a los Reinos Protista, Plantae y Animalia, junto a varios otros estamentos y taxones, mostrando sus relaciones de parentesco, con lo cual intenta establecer una filogenia entre ellos. Fuente: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/bc/Haeckel_arbol_bn.png

VI. Las Propuestas Clasificadorias Filogenéticas: Siglos XX y XXI

La persistente concepción de una naturaleza viviente compuesta solo por plantas y animales, se mantuvo incólume por más de dos milenios, hasta que comenzaron a aparecer sugerencias de una mayor y mejor clasificación de los elementos vivos.

El basamento clasificatorio de los seres vivos en una jerarquía linneana ha sido cuestionado desde que fue propuesto por Carl Linneus (Adams, 1969), más mantiene su estructura y mucho del avance de la concepción de la unidad de la vida y de la diversidad biótica basada en esa jerarquía. El más inclusivista eslabón, el de Reino, ha sido revisado, enmendado y reemplazado en los últimos 50 años, como lo demuestran las propuestas que han surgido en los últimos tiempos. Intentaremos resumir en pocas líneas el devenir de las concepciones de organización jerárquica de los organismos.

En 1956 **Herbert F. Copeland** propuso un sistema que seguía los lineamientos linneanos clásicos para ese entonces, donde se concebían cuatro reinos: Mychota, que incluía a bacterias y algunos tipos de algas; Protoctista o Protista, incluyendo a hongos, protozoos, algas rojas y marrones, y otros; Plantae, donde se ubicaban a todos los vegetales más las algas verdes; y Animalia, donde estaban incluidos los animales, tanto vertebrados como invertebrados (Hagen, 2012).

A continuación, **Robert H. Whittaker**, un ecólogo norteamericano que irrumpió en la Sistemática en 1959, presentó alternativas a la propuesta de Copeland, proponiendo una clasificación de los seres vivos en tres reinos, similar a la propuesta de Haeckel en cuanto a considerar la nutrición como el elemento principal de su clasificación, pero esta vez basada en un concepto funcional de los seres vivientes. Su sistema concebía a Productores (Plantas), Consumidores (Animales) y Descomponedores (Bacterias y Hongos). Esta tríada consideraba al comportamiento ecológico como el fundamento de la clasificación. Unos años más tarde, debido a las críticas recibidas, Whittaker (1969) presentó un nuevo esquema de organización taxonómica manteniendo el basamento de la funcionalidad ecológica de los seres. Esta vez su propuesta incluía a cuatro reinos, a la cual se agregaba uno nuevo, Protista, que contenía solo seres unicelulares, lo que hacía una diferencia con el reino Protista de Copeland. Este Reino Protista estaba dividido en dos subreinos: eucariotas, todos los unicelulares nucleados incluyendo a protozoos, diatomeas, euglenoides, y otros seres microscópicos, mientras por otro lado estaban los procariotas unicelulares anucleados incluyendo a las bacterias verdaderas y a las cianobacterias (Figura 11).

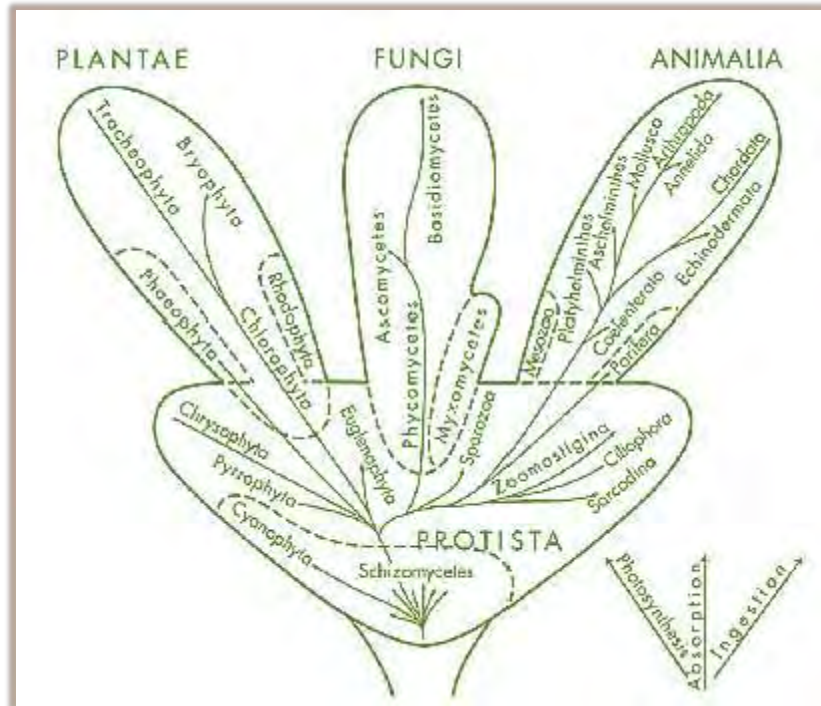


Figura 11. Propuesta de cuatro reinos de Whittaker, basado en los tres modos ecológicos de nutrición y el reconocimiento de la organización corporal unicelular y multicelular. Las líneas punteadas representan grupos que incluyen a organismos unicelulares y multicelulares. Fuente: Whittaker (1959) y Hagen (2012).

Para entender la secuencia de cambios sistemáticos hay que retroceder a la década de los años 30 del Siglo XX, cuando se produjo uno de los más trascendentales avances en el entendimiento del mundo orgánico, como fue el descubrimiento hecho por **Édouard Chatton** en 1937 (Mayr, 1998) acerca de la existencia de dos principales grupos de seres vivientes: los procariontes (bacterias) y los eucariotes (organismos con células nucleadas); esta clasificación fue luego confirmada y dada a conocer de manera más extensa por los investigadores microbiólogos **Roger Stanier** y **Cornelius van Niel** (Mayr, 1998). Sin embargo, esta sustancial división del mundo orgánico no fue utilizada en la Sistemática contemporánea y hubo de transcurrir un buen tiempo antes que fuera aceptada universalmente por los biólogos.

Es Whittaker nuevamente quien en 1969 propuso una elegante clasificación de los seres vivientes compuesta ahora por cinco reinos, con base principalmente en la estructura celular y destacando la manera en que los organismos obtienen nutrientes desde su ambiente, pero considerando la división entre los seres vivos propuesta por Chatton, los procariontes y eucariotes. La propuesta estaba basada en el reconocimiento de la separación entre procariontes y eucariotes como la más fundamental división del mundo de los seres vivientes. Los cinco reinos fueron adecuados para conformar divisiones con

procariotas productores y descomponedores, y eucariotas unicelulares y multicelulares con funciones de productores, consumidores y descomponedores (Hagen, 2012). Whittaker propone su clasificación y, a diferencia de su anterior ordenamiento, en ésta agregaba al reino Monera, que incluía a procariotas anucleados y realiza una ampliación del reino Protista, con la agregación de las algas verdes, los oomicetes y los musgos del barro, pero excluyendo a las algas rojas y marrones. Los miembros de Monera mantenían el modo original de absorber energía, con la suposición de que el modo de producir energía a través de la fotosíntesis se habría desarrollado en algunas moneras, pero estableciéndose evolutivamente solo después de que los protistas eucarióticos hubiesen aparecido por endosimbiosis (Whittaker y Margulis, 1978). De esta manera, los organismos vivos podían colocarse en tres grados evolutivos estructurales: procariotas, eucariotas unicelulares y eucariotas multicelulares (Hagen, 2012). Dentro de los dos grados superiores, podían identificarse varios linajes de productores, consumidores y descomponedores, aun cuando a nivel de los procariotas solo se encuentran productores y descomponedores (Whittaker y Margulis, 1978) (Figura 12).

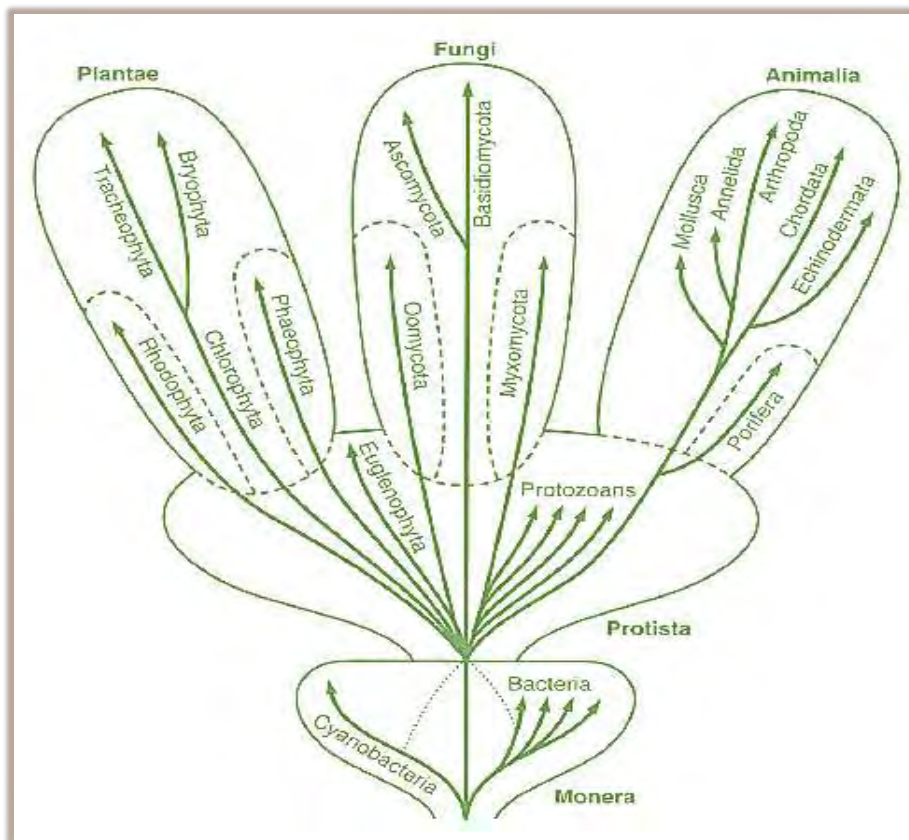


Figura 12. Representación gráfica del sistema de cinco reinos de Whittaker, con la división basada en los sistemas de producción/absorción de energía y la organización por grados evolutivos de la biota (Fuente: Hagen, 2012).

Sin duda alguna, las propuestas de Whittaker cambiaron el rumbo de las clasificaciones jerárquicas megasistemáticas de los seres vivos. Aun cuando hoy su propuesta de cinco reinos ha sido superada por otras aproximaciones más comprometidas con el aspecto filogenético, su contribución al superar los requisitos morfológicos y agregar aspectos funcionales ecológicos, le dio a la Sistemática un nuevo enfoque que permitió avanzar en la comprensión del devenir evolutivo de la biodiversidad.

A continuación, vino el descubrimiento de una categoría especial de bacterias hecha por los microbiólogos **Carl R. Woese** y **George Fox** en 1977, quienes mediante secuenciación del ARN ribosomal 16S de un amplio número de microorganismos, separaron a los procariotas en dos grupos diferentes: las arqueas y las bacterias clásicas. El hallazgo más sorprendente era que las arqueas tenían una combinación de genes parecida al de las bacterias y también al de los eucariotas (Solomon *et al.*, 2013). Estudios posteriores han revelado adicionalmente que los eucariotas tienen una raíz evolutiva en las arqueas. Con base en todos estos elementos Woese *et al.* (1990) generaron una propuesta de seis reinos, consistente en los grupos Archaea, Monera, Protista, Fungi, Plantae y Animalia. En esta propuesta dividen al Reino Bacteria en dos nuevos reinos: Archaea y Monera, pero esta vez Monera tenía un significado diferente a lo propuesto por Haeckel.

En 1998 **Thomas Cavalier-Smith** presentó un nuevo Sistema de Clasificación también sustentado por estudios de biología molecular y filogenómica compuesto por seis reinos, que era una redimensión de una anterior propuesta (Cavalier-Smith, 1981) en la cual los eucariotas, señalaba, estaban compuestos por siete o nueve reinos. En esta nueva propuesta, Bacteria era tratado como un reino único mientras que los eucariotas estaban divididos en cinco reinos: Protozoa, Animalia, Fungi, Plantae y Chromista. El reino Fungi fue expandido agregando a Microsporidia, porque la secuenciación proteica evidenciaba que esos parásitos mitocondriales intracelulares estaban más relacionados a los hongos que a los protozoos. Los reinos Protozoa y Animalia fueron modificados, debido a las evidencias filogenéticas que mostraban que Myxozoa pertenece a Animalia y no a Protozoa, y que los mesozoos están relacionados a los animales bilaterales. Igualmente, Cavalier-Smith argumentaba que bajo los principios de megasistemática se hacía más adecuado clasificar a Archaeobacteria como un infrareino del reino Bacteria que como un reino aparte, como lo habían propuesto Woese *et al.* (1990). La novedad en esta nueva clasificación fue el reconocimiento de un Reino Chromista, establecido para incluir a todas las algas cromofitas, es decir, aquellas con clorofila c, no clorofila b, así como a los protistas heterótrofos. En 2018, Cavalier-Smith reordena el Reino Chromista, incluyendo en él a los protozoos Heliozoa y a los miembros de los Infrarreinos Alveolata y Rhizaria.

Propuestas de Clasificación por Encima del Reino

Frente a una supuesta imperfección de la clasificación linneana de considerar a los Reinos como la categoría más superior de organización vital, aparecieron alternativas que, conservando la idea linneana de jerarquía, proponían rangos megasistemáticos superiores al Reino, como son las propuestas de Superreinos, de Dominios y de Imperios.

Con un nuevo enfoque megasistemático, Woese *et al.* (1990) consideraron que los dos tipos de bacterias reconocidas por ellos junto a los eucariotas, formarían una tríada que tendría un rango jerárquico superior a todo tipo de organización vital, incluso por encima del rango Reino, denominados como: Dominio Archaea, Dominio Bacteria y Dominio Eucarya (que contendría a todos los eucariotas, en sus respectivos reinos). Junto con ello presentaron un árbol filogenético universal, compuesto por tres dominios y 19 grupos, que no eran necesariamente equivalentes a reinos. Frente a esta propuesta de establecer tres dominios, Mayr (1998) argumentó sólidamente que solo debería reconocerse dos dominios (o imperios como él también sugiere en llamarlos), basado en estrictos principios sistemáticos. A objeto de dar soporte a su propuesta, Woese *et al.* (1990) abogaron por deslastrarse de todos los conceptos previos y prepararse para un paso innovador en Sistemática, dado que las bases que la sustentaban habrían cambiado, y en la que los criterios fenotípicos clásicos serían reemplazados por criterios moleculares. Para profundizar en esta interesante discusión megasistemática, recomendamos la lectura de los artículos tanto de Woese *et al.* (1990) como el de Mayr (1998) para conocer en profundidad los argumentos de estos sistemáticos.

El descubrimiento de las arqueas y su condición sistemática de reino, estimuló fuertemente la reapreciación de las clasificaciones megasistemáticas; de allí que **Lynn Margulis** y **Michael J. Chapman** (2009) propusieron un taxón denominado Superreino, que estaría configurado por los Superreinos Prokarya (incluye al Reino Bacteria) y Eukarya (incluyendo a los Reinos Protocista, Fungi, Plantae y Animalia). Nótese que no hay un reconocimiento explícito al Reino Chromista de Cavalier-Smith (2010). Sin embargo, hoy día existe una tendencia entre los biólogos a aceptar la clasificación de los organismos dentro de tres Dominios: Archaea (compuesto por dos reinos, Euryarchaeota y Crenarchaeota), Bacteria (compuesto por seis grupos de bacterias clásicas) y Eucarya (compuesto por los grupos de los animales, los ciliados, las plantas verdes, los hongos, los flagelados y las microsporidias).

En el escrito de Woese *et al.* (1990), presentado hace treinta años atrás, se preconiza inequívocamente que el futuro de la sistemática estaría basado primariamente en la secuenciación, estructura y relaciones de las moléculas. ¡Y no se equivocaron estos microbiólogos! En estos días la mayoría de las publicaciones que tratan sobre la clasificación de nuevas especies basan sus descripciones en métodos moleculares, pero sin prescindir de la necesaria descripción morfológica, ecológica, etc.

Si bien las grandes innovaciones han ocurrido a nivel de los reinos, resta esperar un tiempo hasta que los trabajos clasificatorios y de parentesco establezcan además las relaciones filogenéticas entre todos los Phyla y Clases de los seres vivientes. Como un

ejemplo para sustentar esta aseveración y su concreción, se sugiere la lectura del trabajo de Alföldi *et al.* (2011) que genera una propuesta clasificatoria y jerarquizada de dos importantes grupos de Amniotas, como son los reptiles y mamíferos, cuya divergencia evolutiva ha sido hasta ahora conflictiva de resolver y ha dado pie a sendas discusiones entre los zoólogos. En ese estudio se presenta la más probable (parsimoniosa) divergencia filogenética de los taxones amniotas, basada en la secuenciación de genomas y en la morfología de algunos cromosomas, resolviendo la cuestionada relación evolutiva de los lagartos, aves y mamíferos.

Una relación histórica de los diversos sistemas y propuestas de clasificación de los seres vivos se presenta en el Anexo 1.

PROPUESTA DE UNIFICACIÓN

Frente a esta variedad de propuestas clasificatorias ha habido, sin duda, una serie de contrapropuestas que nacen del avance del conocimiento, principalmente genético y filogenético, así como por la necesidad de reinterpretar el camino evolutivo seguido por los diversos grupos de seres vivientes. Dado que es casi imposible aceptar cualquier teoría sistemática como una generalización, en 2015 apareció una propuesta de conciliación, una propuesta de unificación taxonómica y sistemática planteada por una infinidad de investigadores liderada por **Michael Ruggiero** y colaboradores (2015 a y b). Ella corresponde a una clasificación que abarca a los aproximadamente 1,6 millones de especies descritas, que fueron provistas por alrededor de 3.000 taxónomos y presentada en el Catálogo de la Vida (<http://www.catalogueoflife.org>), que es un sistema jerárquico, unificado y coherente. Esta clasificación, sin embargo, no es ni filogenética ni evolutiva, sino que más bien es un consenso entre las diversas opiniones de los expertos y que reconoce los conflictos y las dificultades de establecer los límites en los taxones mayores, incluyendo el de los reinos.

La propuesta congrega el ordenamiento de los integrantes de dos Superreinos, de siete Reinos, y de todos los taxones subsiguientes hasta las Infraclasses (Tabla 4). Esta clasificación megasistemática usa las categorías linneanas formales intentando ser simultáneamente pragmática e informativa de las relaciones evolutivas y filogenéticas, sin pretender presentar una filogenia absoluta (Ruggiero *et al.*, 2015a). Estos autores advierten que las continuas novedades en el uso de herramientas analíticas especializadas desde distintos campos de la ciencia, y sus conclusiones e hipótesis resultantes, requieren que esta propuesta sea puesta al día de manera regular a medida que se realicen nuevos avances; por ello, indican que esta clasificación no debería durar más allá de un lustro para que aparezca una nueva propuesta clasificatoria, o ésta sea enmendada. Esta propuesta implica una clasificación compuesta por dos Suprarreinos, Prokaryota y Eukaryota, y siete Reinos; en la línea de los procariotas están los Reinos Archaea o Arcahaebacteria y Bacteria o Eubacteria, y en la de los eucariotas los Reinos Protozoa, Chromista, Fungi, Plantae y Animalia.

Tabla 4. Lista de rangos usados en la jerarquía propuesta por Ruggiero *et al.* (2015a, b), con el número de taxas por rango.

Rango	Número de Taxa
Superreino	02
Reino	07
Subreino	11
Infrarreino	08
Superphylum	06
Phylum	96
Subphylum	60
Infraphylum	04
Clase	352
Subclase	145
Infraclase	23

EPÍLOGO

Entender e interpretar la complejidad de los seres vivos ha sido uno de los mayores desafíos para la biología y la filosofía. La expresión más natural de los organismos ha sido la condición de especie. La historia biológica de las especies queda comprendida entre la simple descripción morfológica de los individuos y la exquisita descripción genética de las poblaciones, en las que se entrelazan con el develamiento de la filogenia, que se hace más compleja mientras se asciende en la escala jerárquica de las clasificaciones. Son múltiples los actores que han fraguado toda la historia biológica de la naturaleza, y en la que es imposible desanudar las relaciones de la filosofía, la física, la química, la geología. El accionar humano se ha manifestado en su afán de coleccionar y coleccionar información, representada por los seres vivos y los fósiles, que un sinnúmero de viajeros recogió y recoge en sus viajes alrededor del mundo y en la interpretación de esa información, realizada por los científicos naturalistas, anatomistas, microscopistas, sistemáticos, ecólogos, evolucionistas, bioquímicos, genetistas y bioinformáticos. Finalmente surgen diversas propuestas clasificatorias que difieren unas de otras, pero todas tienen el propósito de ordenar un caos inicial, para interpretar a la naturaleza como un árbol, que tiene por savia a la filogenia, hasta llegar a un comportamiento humano difícil de alcanzar, pero gigante cuando se logra: la conciliación de ideas y la unificación de criterios.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, A. 1969. *Eternal Quest. The History of the Great Naturalists*. **G. P. Putnam's Sons**, New York. 509 pp.
- Alas, A. 1985. Napoleón y el rapto de Europa. Los grandes imperios y civilizaciones. Volumen 21. SARPE, Altamira S. A. Madrid. 112 pp.
- Alföldi, J.; Di Palma, F., Grabherr, M. *et al.* 2011. The genome of the green anole lizard and a comparative analysis with birds and mammals. *Nature*, 477: 587-591.
- Boillot, P. 2010. Étienne Geoffroy Saint Hilaire. **Description d'un savant. Imprimer Escourbiac**, Graulhet. 64 pp. with
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*, 14(3-4): 461-481.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73(3): 203-266.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Kingdoms protozoa and chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biological Letters*, 6 (3): 342-345.
- Cavalier-Smith, T. 2018. Kingdom chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*, 255: 297-357.
- Corsi, P. 2006. Biologie. En: Corsi, P., Gayon, J., Gohau, G. y Tirard, S. (Eds.). *Lamarck, Philosophe de la nature*. Presses Universitaires de France. París. Pp: 37-64.
- Corsi, P. 2012. *Idola tribus: Lamarck, política y religión a principios del siglo XIX. La teoría de la evolución y su impacto*. Fasolo, A. (Ed.). Milán: Springer-Verlag Italia. Pp: 11-36.
- Croizat, L. 1982. La biogeografía desde mi punto de vista. En: Salinas, P. (Ed.). *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. Mérida, Venezuela. Pp: 165-175.
- Croizat, L.; Gareth, N. y Rosen, D. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23(2): 265-287.
- Chapman, A. 2009. *Numbers of living species in Australia and the world*. 2nd Edition. Australian Government, Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts. 84 pp.
- d'Aguilar, J. 2006. Histoire de l'entomologie**. Delachaux et Niestlé, París. 224 pp.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of the species*. Columbia University Press, New York. 364 pp.
- Duellman, W. 1982. Compresión climática cuaternaria en Los Andes. Efectos sobre la especiación. En: Salinas, P. (Ed.). *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. Mérida, Venezuela. Pp: 177-201.
- Durant, P. y Guevara, M. 2001. A new rabbit species (*Sylvilagus*, Mammalia: Leporidae) from the lowlands of Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 49(1): 369-381.

- Ellerman, J. 1966. The families and genera of living rodents. Wheldon y Wesley, Ltd. Codicote, Herts. 690 pp.
- Futuyma, D. 1992. Biología evolutiva. Sociedade Brasileira de Genética y CNPq, Sao Bernardo do Campo, Sao Paulo. 631 pp.
- Futuyma, D. 2005. Evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Ma. 603 pp.
- Gayon, J. 2006. Hérédité des caractères acquis. En: Corsi, P., Gayon, J., Gabriel Gohau, G. y Tirard, S. (Eds.). Lamarck, Philosophe de la nature. Presses Universitaires de France. París. Pp: 105-163.
- Gómez, G. 2019. El día que Humboldt llegó a Cartagena de Indias. Estrelleros y Herbolarios en el Virreinato de la Nueva Granada, Siglos XVIII-XIX. Ediciones UNAULA. Medellín. 257 pp.
- Groombridge, B. y Jenkins, D. 2002. World atlas of biodiversity: Earth's living resources in the 21st century. Digitized by the Internet Archive in 2010 with funding from UNEP-World Conservation Monitoring Centre, Cambridge. 340 pp.
(<http://www.arcliive.org/details/worldatlasofbiod02groo>).
- Groombridge, B., Jenkins, M., UNEP-WCMC. 2000. Global biodiversity: earth's living resources in the 21st century. World Conservation Press. Cambridge, England. 246 pp.
- Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Georg Reimer. Berlin. 632 pp.**
- Hagen, J. 2012. Five kingdoms, more or less: Robert Wittaker and the broad classification of organisms. BioScience. Pp: 67-74.
- Heinicke, M., Barrio-Amorós, C. y Hedges, S. 2015. Molecular and morphological data support recognition of a new genus of New World direct-developing frog (Anura: Terrarana) from an under-sampled region of South America. Zootaxa, 3986: 151-172.
- Hennig, W. 1979. Phylogenetics systematics. University of Illinois Press, Urbana. 280 pp.
- Herrera, E. 2013. Evolución: la teoría que da sentido a la biología. En: Herrera, E. (Comp.). ¿Qué es evolución? Ensayos sobre la teoría que da sentido a la biología. Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas. Pp: 11-13.
- Hickman, C. Jr., Roberts, L., Larson, A., l'Anson, H. y Eisenhour, D. 2006. Principios integrales de zoología. 13era Edición. Mc Graw Hill – Interamericana, Madrid. 997 pp.**
- Hoquet, T. 2005. Les fondements de la botanique. Linné et la classification des plantes. Vuibert, París. 290 pp.
- Huxley, J. 1957. The three types of evolutionary process. Nature, 1(80): 454-455.
- Huxley, J. y Kettlewell, D. 1984. Darwin. Salvat Editores, S. A. Barcelona. 205 pp.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition. International Trust for Zoological Nomenclature. London. 306 pp.
- Johansson, I. y Rendel, J. 1972. Genética y mejora animal. Editorial Acribia, Zaragoza. 567 pp.
- Jovanovic-Kruspel, S. 2012. Natural History Museum Vienna. A guide to the collections. Naturhistorisches Museum Wien. Viena. 243 pp.
- Knobloch, I. 1948. Readings in biological sciences. Appleton-Century-Crofts, Inc. New York. 449 pp.

- Lepine, P. 1964. Los virus. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires. 111 pp.
- Llorente, J. y Ocegueda, S. 2009. Estado de conocimiento de la biota. En: Jorge Soberón, J., Halffter, G. y Llorente, J. (Comps.). Volumen I. Conocimiento actual de la biodiversidad. En: Capital natural de México. (Sarukhán, J., Compilador principal de la obra). CONABIO. México, D.F. Pp: 283-322.
- Margulis, L. y Chapman, M. 2009. Kingdoms and domains. An illustrated guide to the Phyla of life on Earth. Academic Press, New York. 732 pp.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 797 pp.
- Mayr, E. 1998. Two empires or three? Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95: 9720-9723.
- MARN. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. 2000. Primer informe de Venezuela sobre diversidad biológica. Caracas. 227 pp.
- Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. 2012. Estrategia nacional para la conservación de la diversidad biológica 2010-2020 y su plan de acción nacional. Caracas. 123 pp.
- Molinari, J. y Moreno, S. 2018. The correct subgeneric name of *Trypanosoma rangeli* Tejera, 1920 (Euglenozoa: Trypanosomatidae), a human-infective endoparasite of neotropical mammals. Zootaxa, 4418(1): 98-100.
- Mora, C. *et al.* 2011. How many species are there on Earth and in the Oceans? PLoS Biology 11 (8): 1-8.
- Osborn, H. 1918. The origin and evolution of life. On the theory of action, reaction and **interaction of energy. Charles Scribner's Sons. New York. 322 pp.**
- Péfaur, J. E. 1987. Latin América: Status of collections and management concerns. En: Genoways, H., Jones, C. y Rossolimo, O. (Eds.). Mammal Collection Management. Texas Tech University Press, Lubbock. Pp: 195-208.
- Péfaur, J. E. 1993. Description of a new *Colostethus* (Dendrobatidae) with some natural history comments on the genus in Venezuela. Alytes, 11(3): 88-96.
- Péfaur, J. E. 1996. Perfil de los herpetólogos latinoamericanos. En: Péfaur, J. (Ed.). Herpetología latinoamericana. Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones, Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida. Pp: 37-53.
- Péfaur Vega, J. E., Valbuena Torrealba, C. y Péfaur Cáceres, J. 2022. Leptospirosis. Zoonosis de distribución mundial. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, **79 pp.**
- Ricardi, M. 1977. Sinopsis de las familias de espermatofitos leñosos venezolanos. Gimnospermas y angiospermas dicotiledóneas. Cuadernos de Divulgación Científica. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Universidad de Los Andes. Mérida. 135 pp.
- Romer, A. 1966. Vertebrate paleontology. University of Chicago Press, Chicago. 468 pp.
- Roger, J. 1989. Buffon. Librairie Arthème Fayard. París. 645 pp.

- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015a. A higher-level classification of all living organisms. *PLoS One*, 10(4): 1-60.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS One*, 10(6): 1-54.
- Sánchez, J. y D. Lew. 2012 (“2010”). Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela.** *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*: 173-238.
- Scamardella, J. 1999. Not plants or animals: a brief history of the origin of kingdoms protozoa, protista and protoctista. *International Microbiology*, 2: 207-216.
- Shull, F., Larue, G. y Ruthven, A. 1924. *Principles of animal biology*. McGraw-Hill Book Co. Inc. New York. 422 pp.
- Simpson, B. y Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian Forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 497-518.
- Simpson, G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Solomon, E., Berg, L. y Martin, D. 2013. *Biología*. Novena Edición. Cengage Learning Editores, S. A. de C. V. 1263 pp.
- Stebbins, G. 1966. *Processes of organic evolution*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 191 pp.
- Taquet, P. 2006. Georges Cuvier, Naissance d’un génie. Odile Jacob, París. 539 pp.**
- Tirard, S. 2006. Générations spontanées. En: Corsi, P., Gayon, J., Gohau, G y Tirard, S. (Eds.). *Lamarck, philosophe de la nature*. Presses Universitaires de France. París. Pp: 65-104.
- Ureta, T. 2012. La creciente molecularización de las explicaciones evolutivas. Lo que Darwin no podía saber. En: Veloso, A. y Spotorno, A. (Eds.). *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. Pp: 165-188.
- Valenzuela, C. 2012. Periodicidades e interacciones del DNA. El fin del neutralismo y del casi neutralismo. En: Veloso, A. y Spotorno, A. (Eds.). *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. Pp: 189-205.
- Veloso, A. y Méndez, M. 2012. Herpetozoos colectados por Darwin en el viaje del Beagle. Clasificación de las especies chilenas. En: Veloso, A. y Spotorno, A. (Eds.). *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. Pp: 317-333.
- Whittaker, R. 1959. On the broad classification of organisms. *The Quarterly Review of Biology*, 34(3): 210-226.
- Whittaker, R. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, 163: 150-160.
- Whittaker, R. y Margulis, L. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems*, 10(1-2): 3-18.

- Wiley, E. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- Wiley, E. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetics systematics*. Wiley, New York. 439 pp.
- Woese, C. y Fox, G 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 7(11): 5088-5090.
- Woese, C., Kandler, O. y Wheelis, M. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87: 4576-4579.
- Wulf, A. 2017. *La invención de la naturaleza. El nuevo mundo de Alexander von Humboldt*. Penguin Random House Grupo Editorial, S. A. S. Bogotá. 578 pp.
- Zhang, Z-Q. 2011. Animal biodiversity: an introduction to higher-level classification and taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148: 7-12.
- Zhang, Z-Q. 2013. Animal biodiversity: an update of classification and diversity in 2013. *Zootaxa*, 3703(1): 5-11.

Anexo 1. Cronología de las clasificaciones de los organismos vivos del mundo.

CLASIFICACIÓN ARISTOTÉLICA (Aristóteles, Siglo III A.C.)
Reino Plantae Reino Animalia
DOS REINOS: Sistema Natural de Linneo (1735, 1758)
Reino Plantae (Regnum Vegetabile) Reino Animalia (Regnum Animale)
TRES REINOS: Sistema de Haeckel (1894)
Reino Protista Monera Protozoa Protophyta Reino Metaphyta Reino Metazoa
CUATRO REINOS: Sistema de Copeland (1956)
Reino Monera Reino Protoctista Reino Plantae Reino Animalia
CINCO REINOS: Sistema de Whittaker (1969)
Reino Monera Reino Protista Reino Fungi Reino Plantae Reino Animalia
DOS DOMINIOS Y CINCO REINOS: Esquema de Margulis- Schwartz (1981)
Dominio Prokarya Reino Bacteria o Monera Dominio Eukarya Reino Protoctista Reino Fungi Reino Plantae Reino Animalia
TRES DOMINIOS Y SEIS REINOS: Diversidad procariótica (Woese y Fox, 1990)
Dominio Bacteria Reino Eubacteria Dominio Archaea Reino Archaeobacteria Dominio Eucarya Reino Protista Reino Fungi Reino Plantae

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Cronología de las clasificaciones de los organismos vivos del mundo
TRES DOMINIOS Y SEIS REINOS: Diversidad procariótica (Woese y Fox, 1990)
Dominio Eucarya
Reino Animalia
DOS DOMINIOS Y CUATRO SUBDOMINIOS: Visión tradicionalista (Mayr, 1990)
Dominio Prokaryota
Subdominio Eubacteria
Subdominio Archaeobacteria
Reino Crenarchaeta
Reino Euryarchaeta
Dominio Eukaryota
Subdominio Protoctista
Subdominio Metabionta
Reino Fungi
Reino Metaphyta (Plantas)
Reino Metazoa
DOS IMPERIOS Y SEIS REINOS: Sistema de Cavalier-Smith (1998, 2002, 2004)
Imperio Prokaryota
Reino Bacteria
Imperio Eukaryota
Reino Protozoa
Reino Chromista
Reino Fungi
Reino Plantae
Reino Animalia
DOS SUPERREINOS Y SIETE REINOS: Sistema de Ruggiero <i>et al.</i> (2015)
Superreino Prokaryota
Reino Bacteria [= Eubacteria]
Reino Archaea [=Archaeobacteria]
Superreino Eukaryota
Reino Protozoa
Reino Chromista
Reino Fungi
Reino Plantae
Reino Animalia

CAPÍTULO 2

EL (SÚPER) REINO *VIRUS*

Gustavo Fermín

Instituto Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes,
Mérida, Venezuela.

Correo: gustavo.fermin@gmail.com

En esta reseña relativa a los virus, escrita para la Jornada “Los Reinos de la Naturaleza” en nuestra Facultad de Ciencias, se persigue explicar por qué los virus están incluidos en esta actividad y qué tan amplia puede ser la diversidad y/o variabilidad de estos entes biológicos no-celulares.

DEFINICIÓN

Los virus y viroides pertenecen al Súper Reino *Virus*.

Tal vez la reciente creación del primer reino viral nos ayude a dar respuesta a las inquietudes o preguntas expresadas en el párrafo inicial de esta reseña. *Riboviria* es el nombre del reino viral propuesto en el año 2019 para incluir a todos aquellos miembros del grupo que denominamos virus, cuyo genoma está representado por una molécula de ARN que no experimenta transcripción inversa (es decir, sin incluir a los virus del grupo ssARN-RT). En este sentido, *Riboviria* agrupa, únicamente, a todos los virus de ARN y a los viroides, pero no a los demás virus—los cuales, obviamente, deben ser los que poseen un genoma de ADN, o aquellos virus cuyo genoma de ARN es retrotranscrito a ADN una vez que infecta a la célula hospedadora (estos últimos incluyen a los miembros de las familias *Metaviridae*, *Pseudoviridae* y *Retroviridae* del orden *Ortervirales*).

Los entes biológicos, o elementos materiales con alto contenido informacional que mutan y evolucionan (viroides, virus y células), solo poseen paquetes informacionales (genomas) de ADN o ARN. Los virus, sin embargo, se las ingenian para generar **variaciones importantes a estas “reglas”, como es el caso de los retrovirus que acabamos** de mencionar en el párrafo anterior. Además, los pararetrovirus, por otro lado, tienen un genoma de ADN que es transcrito a una molécula de ARN al infectar a la célula no hospedadora. Los transcritos de ARN servirán de molde para la generación de nuevas moléculas genómicas de ADN. Estos virus se conocen como virus dsADN-RT, es decir virus de ADN doble banda que se replican por transcripción inversa. También pertenecen al orden *Ortervirales*, pero se ubican en la familia *Caulimoviridae*, cuyos miembros solo infectan hospedadores vegetales.

Al decidir crear un reino con este nombre (*Riboviria*), o con cualquier otro nombre, los miembros del Comité Internacional para la Taxonomía de los Virus (ICTV, por sus siglas en inglés) tácitamente acordaron que hay una categoría taxonómica superior a la de reino en el mundo de los virus. Esta categoría es la de Súper Reino. Es decir, los virus están incluidos, todos, en el Súper Reino *Virus*, y aquellos de sus miembros que poseen como molécula genómica una molécula de ARN (excepto los virus ssARN-RT) están agrupados en el Reino *Riboviria*. Existen muchos otros virus, pero no existe ningún otro reino, o reinos (aprobados por el ICTV) que los agrupen... por ahora. La clasificación de los virus la discutiremos un poco más adelante, pero mientras tanto nos queda claro qué es lo que piensan los virólogos al respecto y, por ende, a qué categoría biológica pertenecen los miembros de este fascinante grupo de agregados supramoleculares.

El reino *Riboviria* incluye a los viroides (que tienen un genoma ssARN, sin polaridad) y a los virus con genomas ssARN(-) o de ARN simple banda de polaridad negativa, ssARN(+) o de ARN simple banda de polaridad positiva, ssARN (+/-) o de ARN ambisentido, y a los virus con genomas dsARN—que son genomas de ARN doble banda. Estos genomas pueden ser circulares o lineales. No están incluidos en este reino los virus con los siguientes tipos de genomas: dsADN o de ADN doble banda, ssADN(-) o de ADN simple banda de polaridad negativa, ssADN(+) o de ADN simple banda de polaridad positiva, ssADN(+/-) o de ADN simple banda ambisentido, ssARN-RT o de ARN simple banda que se retrotranscribe, o dsADN-RT (o pararetrovirus). Estas moléculas genómicas también pueden ser circulares o lineales.

A diferencia de otros grupos virales, que solo muestran un único tipo de molécula genómica, los miembros de la familia *Pleolipoviridae* (cuyos hospedadores son arqueas) pueden poseer diferentes tipos de genomas de ADN: ssADN circular, dsADN circular, o dsADN lineal.

EXTENSIÓN TAXONÓMICA Y LÍMITES CON RELACIÓN A OTROS REINOS

Ante tal propuesta clasificatoria cabría preguntarse entonces qué tanto se parecen estos rangos taxonómicos virales (súper reino *Virus* y reino *Riboviria*) a aquellos de los organismos celulares, a fin de tener una mejor comprensión de la relación entre unos y otros objetos de estudio de la Biología.

Los organismos celulares también se agrupan en, y pertenecen a, súper reinos y reinos dependiendo de quien proponga la clasificación (para una más extensa discusión, véase el Capítulo I). La manera de clasificar los organismos celulares es aún tan confusa como la de los virus y viroides. En una de estas clasificaciones, empleada por ejemplo por el buscador taxonómico del National Center for Biotechnology Information (NCBI), que es el más importante repositorio de información de los organismos celulares y no celulares (incluyendo sus genes y genomas), los primeros también se agrupan en súper reinos. Así, los organismos procariontes se subdividen en los súper reinos Bacteria y Archaea,

mientras que todos los organismos eucariontes se agrupan en el súper reino denominado Eukaryota. De acuerdo a la misma fuente, los virus se ubican, como ya se ha mencionado, en el súper reino **Virus**.

Para otros investigadores, por el contrario, como los miembros del grupo del Catálogo de la Vida, los organismos celulares pertenecen a alguno de los siete reinos siguientes: Archaea o Bacteria (ambos en el súper reino Prokaryota), o Chromista, Fungi, Plantae, Protozoa o Animalia (agrupados en el súper reino Eukaryota). Los virus y viroides, así como los organismos celulares, también son objetos de estudio de la Biología. Los biólogos cuestionan, opinan, argumentan y experimentan y concluyen sobre unos y otros, pero ninguno ha propuesto, jamás, que no sean todos ellos la razón de la ciencia que hacen y **viven. Que unos sean considerados seres vivos y otros más bien como “fronterizos”** realmente no tiene la menor importancia: sin la existencia de la paradoja que representan los virus y los viroides, nunca podríamos aproximarnos a definir, algún día, qué es la vida –en aquellos organismos que creemos son los únicos que la definen.

Composición y Divisiones en las Categorías Mayores del Súper Reino *Virus*

Ya hemos mencionado que todos los virus con un genoma de ARN (excepto los de genoma ssARN-RT), así como los viroides (que también son sólo ARN) pertenecen al Reino **Riboviria**. Los demás virus, con genoma de ADN o ssARN-RT, obviamente pertenecen a uno o más reinos virales aún no propuestos y/o aprobados por el ICTV. Unos y otros contienen distintos phyla, clases, órdenes, familias, géneros, etc., de acuerdo con la normativa de la clasificación biológica. En el caso del nivel reino, los virus que no pertenecen al Reino **Riboviria** permanecen temporalmente como ***Incertae sedis***. Es decir, de ubicación (taxonómica) incierta.

El Reino **Riboviria** consiste de un único Phylum, y de varios órdenes, familias y géneros ***incertae sedis***. Este Phylum es ***Negarnaviricota***, que agrupa a todos los viroides, así como a los virus con genomas de ARN simple banda de polaridad negativa (es decir, antisentido al ARN mensajero), excepto el ***Hepatitis delta virus*** (género ***Deltavirus***, pero ***incertae sedis*** para los rangos taxonómicos superiores). El Phylum ***Negarnaviricota*** se subdivide a su vez en dos subphyla: ***Haploviricotina*** (con 4 clases y 5 órdenes) y ***Polyploviricotina*** (con dos clases, cada una con un orden).

Para mediados del año 2019, el Reino **Riboviria** incluía unas 2202 especies de virus reconocidos por el ICTV, de las 5656 especies listadas en su último informe. Entre ellas encontramos patógenos de humanos, como las distintas especies de virus hemorrágicos del género ***Ebolavirus*** (Phylum ***Negarnaviricota***, subphylum ***Haploviricotina***, clase ***Monjiviricetes***, Orden ***Mononegavirales***, familia ***Filoviridae***), patógenos de plantas como el ***Papaya ringspot virus*** (familia ***Potyviridae***, género ***Potyvirus***), así como viroides como el ***Citrus dwarfing viroid*** (familia ***Pospiuroidae***, género ***Apscaviroid***) que infecta a los cítricos.

La clasificación de los virus actualmente aceptados por el ICTV incluye los siguientes rangos taxonómicos, no necesariamente concatenados unos a otros (recuerde que además de éstos, existe una gran cantidad de categorías *incertae sedis* en todos los rangos taxonómicos): un reino (del término realm en inglés, aunque también existe el rango Kingdom), un Phylum, dos subphyla, seis clases, 14 órdenes, siete subórdenes, 143 familias, 64 subfamilias, 846 géneros y 59 subgéneros. Esta información se brinda únicamente con propósitos ilustrativos para esta reseña, ya que tales cifras pueden cambiar varias veces durante un mismo año. Falta mucho para tener una taxonomía mucho más acabada de los virus y viroides. Más excitante resulta todavía saber que, en su conjunto, los virus conocidos no representan ni siquiera el 5% de los virus que se cree existen en nuestro planeta. Afortunadamente, los biólogos tenemos mucho trabajo por delante.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS, QUÍMICAS, FÍSICAS (¿Y HUMANÍSTICAS?) FUNDAMENTALES DE LOS MIEMBROS DEL SÚPER REINO *VIRUS*

Qué Creemos que son los Virus y los Viroides

Nada es tan difícil para un biólogo como explicar a otros en qué consiste exactamente la Biología. En la mayoría de los casos, para los demás, incluyendo colegas de otras ciencias, los biólogos nos dedicamos a recoger perros, observar aves y oler flores (o comérmolas). En retribución justa es bueno aclarar que, a diferencia de otras ciencias, los **biólogos no contamos con la “facilidad” de tener fórmulas que nos señalen, o demuestren**, que tal cosa es igual a esta otra ($A=B$). De hecho, en Biología, nada es igual a nada –aunque a veces algunas cosas se parezcan mucho entre sí. ¡Pero cuántos errores no hemos cometido los biólogos por culpa de la apariencia engañosa de la similitud –y olvidémonos por completo de la igualdad! Para el biólogo, la diferencia, la variabilidad, lo fuera de la **“norma” en los objetos de nuestro estudio, celulares o no, es la regla.**

Obviamente, tampoco contamos con una Tabla Periódica de los Entes Biológicos que nos permita predecir el comportamiento del ente en la columna tal, solo por estar en tal columna. Y si alguien ha visto un árbol frondoso, peca de ingenuo si cree que al observar una hoja aislada está entendiendo el árbol de la vida (más metafórico que filogenético) en su conjunto. Mucho menos aún si piensa que no considerando a los virus como parte de ese árbol gana en exactitud o comprensión de las cosas.

Para comenzar a explicar a los virus, ya que no definir, debemos recordar que **no existe una sola característica que sea común a todos los virus**. Por el contrario, sí podemos decir que una característica común a todos los seres vivos celulares es que poseen un genoma de ADN doble banda. Esto es, no existe ningún organismo celular cuyo genoma no esté representado por una o varias moléculas de ADN doble banda. Nada

semejante se puede decir de los virus, como ya lo señalamos en los primeros párrafos de este trabajo.

Un virus es un ente biológico, **casi siempre** infeccioso, que está constituido por un número variable de moléculas de ácido nucleico (ADN o ARN, pero nunca por ambos en la misma partícula, de haberla) de una o dos bandas, circulares o lineales. Es decir, los genomas de los virus pueden estar constituidos por ADN doble banda, ARN doble banda, ADN simple banda, ARN simple banda de polaridad positiva (o polaridad de mensajero) o ARN simple banda de polaridad negativa. Muchos virus poseen un equivalente de ADN en su ciclo replicativo, pero existe un número muy grande de especie virales que **nunca** son ADN.

Muchos virus están encapsidiados: es decir, poseen una cubierta de naturaleza proteica que los ayuda a adquirir capacidades de transmisión, desplazamiento, latencia, etc., que no tienen otros virus. Es decir, la posesión de una cápside no es lo que define a un virus ya que hay virus que no la poseen. En algunos casos, se puede detectar el gen de la proteína de la cápside en el genoma del virus, pero experimentalmente nunca se observa el producto. En otros casos, el gen ni siquiera está presente –pero el ente objeto de estudio **es** un virus. Estos virus generalmente se transmiten de manera vertical (es decir, de progenitores a descendientes); en otros casos, se transmiten horizontalmente por fusión de células de distintos individuos (como en la anastomosis entre hifas de distintos hongos). Algunos virus se encapsidian en la cápside de otros virus para poder transmitirse (transcapsidación). Los viroides no necesitan hacer nada de eso, y generalmente se transmiten por contacto físico directo entre plantas, o llevadas de una a otra por un vector áfido, o por transmisión mecánica con objetos infectados.

La partícula física constituida por la cápside y el genoma viral que aquella encierra y protege se denomina virión. En ocasiones, mayoritariamente en los virus de animales, los viriones poseen una cubierta adicional de naturaleza lipídica. Algunos pocos grupos de virus de plantas, muy estrechamente relacionados con ciertos grupos de virus animales, también pueden poseer una cubierta lipídica. Los viriones, que son la manifestación física, el objeto, al que el concepto de virus, y una especie de virus en particular alude, brinda mucha de la información fenotípica de un virus para su caracterización y descripción. El virión es lo que para muchos es el virus. Sin embargo, mientras que virión es una partícula, virus es un concepto. No son, por lo tanto, equivalentes; sin embargo, una noción no puede sostenerse sin la otra –excepto en el caso de aquellos virus que no forman viriones.

Los virus son paquetes informacionales biológicos altamente infectivos (o propagativos) que requieren de un hospedador celular para completar su ciclo replicativo. Las células de los organismos celulares, como sabemos, poseen ribosomas en los que se lleva a cabo el proceso de síntesis de proteínas; es decir, son ribocélulas. Los virus dependen de las ribocélulas para que se pueda llevar a cabo este proceso y aparezcan entonces las proteínas que son esenciales para el ciclo replicativo del virus y para la producción de nuevos viriones, entre otras cosas. Además, los virus no sólo requieren de las ribocélulas para que les construyan sus proteínas, sino también para que les brinden

la energía necesaria para ello y para otros procesos. Al infectar a una célula, los virus la **modifican, la cambian y la subvierten para dirigir “su” metabolismo al cumplimiento del mandato viral** dictado por el nuevo genoma que adquieren de manera obligada: así, la ribocélula se convierte, pues, en una virocélula –esclava de su obediencia a la **lógica molecular que comparten TODOS los entes biológicos, “vivos” o no.**

La virocélula es el efecto final del modo de vida parasitario de los virus. De hecho, hay virus que parasitan a otros virus. Sin embargo, la evidencia más reciente indica que la enorme mayoría de los virus son realmente comensales; es decir, conviven con algunos de **sus socios biológicos de manera “armónica” sin ningún perjuicio aparente para el hospedador celular.** Más aún, también existen virus que son simbioses de su hospedador. En este sentido, muchos virus ayudan a su hospedador a sobrellevar el mal causado por otros virus, a defenderse de depredadores, o incluso a tolerar estreses de naturaleza ambiental como sequías o bajas temperaturas. Por lo tanto, el estilo de vida parasitario tampoco es un rasgo universal de los virus. Por otro lado, la obediencia aparentemente ciega, parcialmente obligada, a la lógica molecular no necesariamente indica sumisión. Es también indiferencia a la convivencia obligada (comensalismo), o incluso cesión de privilegios para obtener beneficios en una relación en la que todos ganan (simbiosis).

Antes de finalizar esta sección es bueno señalar que los virus tienen otra dimensión existencial, además de la del **virión o la del genoma “libre” (dentro de una célula infectada).** Los virus forman parte importante del genoma de casi todos los organismos celulares (más del 40% del genoma humano, por ejemplo, es de origen viral). Por lo tanto, bien sea como virión, bien sea como el genoma dictador que somete a la ribocélula para transformarla en virocélula, bien sea como el modelador y residente del genoma del hospedador (que finaliza siendo con el tiempo el virus mismo, o una población de ellos), los virus son tan parte de la vida como lo son a quienes le aplicamos tal concepto solo porque son entes (ribo)celulares.

Por último, los viroides son moléculas de ARN simple banda circulares, autoreplicativas e infecciosas, carentes de cápside propia, y que se transmiten mecánicamente de hospedador a hospedador. Bajo el paradigma actual se cree que no codifican para nada. Existen como son, y como tal les va muy bien. Todos los viroides conocidos son patógenos de plantas. Para muchos investigadores, los viroides representan lo más cercano a las moléculas que explican el origen de la vida en el escenario del mundo de **“ARN primero”, previo a la aparición del mundo (ribo)celular.**

CÓMO SE CLASIFICAN LOS VIRUS Y VIROIDES

A fin de clasificar a los virus recurrimos a características fáciles de medir y que son, más o menos, invariables para el grupo. Éstas incluyen tipo de genoma, número y topología de las moléculas genómicas, forma de producir un ARN o varios ARN mensajeros, número y tipo de proteínas codificadas en el genoma, su procesamiento post-traducciona, contenido de G+C del genoma, etc.

Aunque el número de moléculas genómicas es muy importante, lo es más importante aún la conservación en el orden de los genes (sintenia) aunque varíe el número de moléculas genómicas entre los virus que se comparan. Obviamente, se trata de rangos de clasificación por encima del género. A medida que descendemos en las categorías de clasificación, los criterios de membresía van siendo cada vez más excluyentes (para los demás virus) y más incluyentes para los selectos miembros de la especie. Las características del genoma (más que las de la molécula que lo porta y/o define) son, sin lugar a dudas, los elementos más importantes para definir y clasificar a los virus. En una especie de virus dada, sin embargo, la variabilidad, en términos de la secuencia de nucleótidos de los genomas de sus miembros, puede ser muy alta (más del 20%). Esto ha determinado que, a diferencia de lo que ocurre con los organismos celulares, las poblaciones de virus sean consideradas, conceptualmente hablando, como cuasiespecies en lugar de especies.

Los viriones son también una fuente muy rica de información; no tienen el mayor peso en la clasificación, pero es insustituible en la caracterización de especies particulares. La forma del virión, el número de proteínas de la cápside, la presencia o no de envoltura, la densidad de flotación, las dimensiones de la partícula, etc., son parte importante de este conjunto de características que permiten definir la identidad de un virus. La irrupción de la metagenómica y de las tecnologías de secuenciación de nueva generación, ha permitido que se acepte actualmente la descripción de especies virales sin haber purificado sus viriones (de estos existir, por supuesto). Es decir, no es necesario encontrar al ente físico (virión) para describir al virus como especie.

¿Otras Dimensiones de Estudio y Análisis?

Los virus han acompañado, o incluso precedido, a los seres celulares. ¡No es este el momento de discutir quién dio origen a quién, porque lo más probable es que la respuesta sea tan sencilla que no logremos verla nunca! En todo caso, hemos estado aparentemente juntos desde siempre.

Los virus no solo están presentes en nuestros genomas como los cadáveres (a veces, ni tan muertos) de soldados caídos en la batalla. Han cambiado nuestro destino evolutivo y, gracias a ellos, por ejemplo, existen los mamíferos placentarios. Gracias a ellos, por ejemplo, se cree también que evolucionaron las conexiones sinápticas neuronales. Los virus, indudablemente, son unas chispas que de cuando en cuando se transforman en grandes llamaradas que le dan un brinco al proceso evolutivo.

En otros ámbitos de acción, o tal vez como parte de ellos, los virus también nos cambian a niveles temporales más inmediatos. En la historia de la humanidad ha sido recurrente el efecto que han tenido los virus patógenos en nuestro destino: la polio, la rabia, el sida, las fiebres hemorrágicas, la influenza, las enfermedades de otros animales y plantas, han definido cómo interactuamos entre nosotros mismos y con el resto de nuestros compañeros de la naturaleza. Los virus han modelado nuestro destino histórico, así como el del resto de los seres vivos, particularmente de los que hemos domesticado.

Los virus también modifican la composición del otro miembro inseparable de nuestro genoma: el conglomerado de genomas de nuestro bacterioma (es decir, el conjunto de nuestras bacterias como humanos). Y gracias a ello, determinan nuestra salud... o nuestra enfermedad. Finalmente, algunos estudios señalan que, por ejemplo, un virus semejante al de la gripe, en su estadio más infectivo, **hace** que la gente sea más sociable. Esto incrementa, indudablemente, el número de hospedadores infectados que darán origen a más virus de la misma especie. ¿Pero y qué **consecuencias tiene para el “afectado” el que éste sea más sociable cuando más enfermo se siente?** ¿Más espacio para la introspección? ¿Hacer más, o menos, amigos? ¿Conocer al amor de su vida?

Además de hacernos mamíferos, convertirnos en seres pensantes, o que de vez en cuando seamos más o menos sociables (así sea por motivos egoístas), etc., los virus han modelado nuestra historia y nuestro presente como animales y como humanos –o si lo prefieren, como animales humanos.

En las normas de escritura que responde a la clasificación de los virus por el ICTV, todos los rangos taxonómicos **aceptados** deben escribirse en itálicas. Los rangos que han sido propuestos, pero aún no han sido aceptados, no deben escribirse en itálicas a fin de evitar confusiones con aquellos que sí lo están. Esto difiere del resto de comités de taxonomía de los organismos celulares, en los cuales los únicos rangos taxonómicos que deben escribirse en itálicas son los de género, especie y subespecie. O, **mejor dicho, de género hacia “abajo”**.

UNAS POCAS LECTURAS SUGERIDAS

- Gorbalenya, A., Krupovic, M., Siddell, S., Varsani, A., Kuhn, J. 2018. *Riboviria*: establishing a single taxon that comprises RNA viruses at the basal rank of virus taxonomy (docx). International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV). Retrieved 9 March 2019.<https://talk.ictvonline.org/>
- Tennant, P., Fermin, G., Foster, J. (Eds.). 2018. *Viruses: Molecular biology, host interactions and applications to biotechnology*. Elsevier-Academic Press, Cambridge, MA.
- Walker, P., Siddell, S., Lefkowitz, E. *et al.* 2019. Changes to virus taxonomy and the International Code of Virus Classification and Nomenclature ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses. *Archives of Virology*, 164: 2417. <https://doi.org/10.1007/s00705-019-04306-w>

SITIOS INDISPENSABLES:

- International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV)
<https://talk.ictvonline.org/>
- Taxonomy Browser del National Center for Biotechnology Information
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?mode=Root>
- ViralZone
<https://viralzone.expasy.org/>
- Hulo, C., de Castro, E., Masson, P., Bougueleret, L., Bairoch, A., Xenarios, I., Le Mercier, P. 2011. Viral Zone: a knowledge resource to understand virus diversity. *Nucleic Acids Research*, 39(Database issue): D576-82.

CAPÍTULO 3

DOMINIO ARCHAEA:

Vida en los Extremos del Planeta

Elizabeth M. Pérez-Pérez¹, Miguel Sulbarán¹, Juan Dávila² y María Peña-Vera¹

¹Laboratorio de Análisis Biotecnológico y Molecular (ANBIOMOL) “Prof. Guillermo López Corcuera”

²Instituto de Investigaciones, Sección de Biotecnología; Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela

Correos: elimariana@ula.ve, sheyla88@yahoo.com

INTRODUCCIÓN

La microbiología es la ciencia encargada del estudio y análisis de los microorganismos, seres vivos pequeños no visibles al ojo humano, también conocidos como microbios, constituidos por una sola célula (unicelulares) así como de pequeños agregados celulares formados por células equivalentes (sin diferenciación celular). Estos organismos microscópicos pueden ser eucariotas, tales como hongos y protistas; o procariotas, entre las que destacan las bacterias (Vargas y Villazante, 2014). La microbiología tradicional ha prestado especial atención a los microorganismos patógenos, tales como bacterias, virus y hongos, dejando a los restantes organismos unicelulares a ser estudiados por otras ramas de la ciencia, como la parasitología. La microbiología estudia el funcionamiento, diversidad y evolución de esos seres vivos y su interacción con el resto del ecosistema, ya que de un modo u otro los microorganismos influyen en todas las formas de vida de la Tierra.

Los microorganismos tienen una evidente función central en la actividad humana, como en el complejo entramado de la vida en la Tierra. En principio, tienen un rol fundamental en la regulación de los ecosistemas, actuando como saprófitos, autótrofos fijadores de gases atmosféricos, simbioses, parásitos y oportunistas, por lo que muchos de ellos tienen papeles fundamentales en la transformación de la materia implicándose en los ciclos biogeoquímicos. Es por ello que se ha considerado que ninguna otra forma de vida tiene importancia similar a la de los microorganismos en el mantenimiento de la vida en la Tierra (Brodmann *et al.*, 2017). En resumen, la microbiología gira en dos ámbitos fundamentales, uno básico, que se encarga del entendimiento más profundo de los procesos vitales que ocurren en la célula; y otro aplicado, que busca herramientas

biotecnológicas que resuelvan los principales problemas de la salud, agricultura e industria (Madigan *et al.*, 2004).

La clasificación taxonómica de los microorganismos ha sido tema de debate durante mucho tiempo, en especial para aquellos microorganismos que presentaban características pertenecientes tanto al reino vegetal como animal. Inicialmente, los microorganismos fueron incluidos en el reino animal, y posteriormente en el reino vegetal (Oren, 2004). Es hasta el surgimiento de los primeros análisis de secuencias de ADN y estudios moleculares que se acepta el sistema de clasificación propuesto por Woese y Fox en 1977, que incluye tres dominios principales: Bacteria, Archaea y Eukarya. Algunos autores clasifican a los microorganismos en cuatro grandes grupos: bacterias, virus, hongos y parásitos, separados de acuerdo a aspectos diferenciales en cuanto a estructura, morfología, nutrición y reproducción; sin embargo, si se consideran factores como resistencia a agentes germicidas, vida intra o extracelular, desarrollo de respuestas inmunes, temperatura de crecimiento, pueden considerarse muchas otras clasificaciones (Oren, 2004).

En el presente capítulo consideraremos al Dominio Archaea, microorganismos que presentan profundas diferencias fenotípicas y filogenéticas que las separan del Dominio Bacteria, tales como ausencia de peptidoglicano en la pared celular y RNA polimerasas muy complejas.

GENERALIDADES DEL DOMINIO ARCHAEA

Las arqueas (Dominio Archaea) son organismos unicelulares carentes de núcleo (procariontes), muy parecidas a las bacterias, pero que gracias a sus características particulares a partir de la década de los 70 se han considerado como una forma de vida más en la Tierra, diferente al Dominio Bacteria o al resto de los seres vivos que conocemos, como las plantas, animales, hongos y protozoarios (Dominio Eukarya) (Figura 1). A pesar de ser similares en forma y tamaño a las bacterias, algunas tienen formas muy distintas, con células planas y cuadradas. El tamaño de las arqueas puede ser de 0,1 μm a más de 15 μm , con formas redondas, alargadas, filamentosas, espirales, lobuladas o planas. Algunas forman agregados o filamentos de hasta 200 μm , o incluso pueden formar colonias filamentosas macroscópicas (Eun *et al.*, 2018).

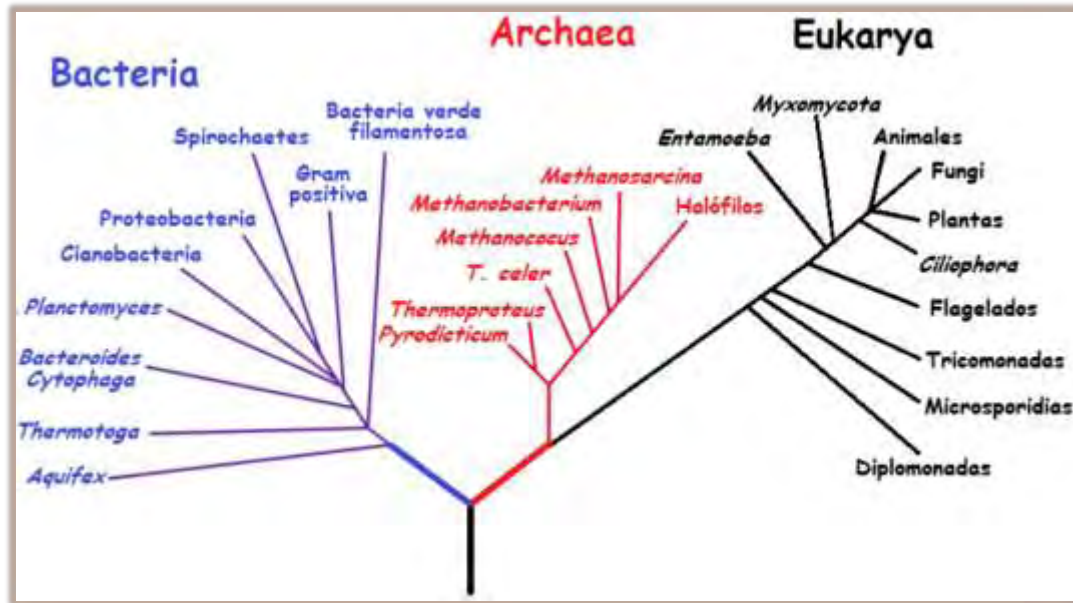


Figura 1. Árbol filogenético universal. Este árbol fue construido a partir de la comparación de las secuencias de ARN ribosomal 16S y 18S. Se observan los tres dominios de los seres vivos: **Bacteria**, **Archaea** y **Eukarya**. Datos obtenidos de la Base de Datos del Proyecto de Secuenciación del Ribosoma. (<http://rdp.cme.msu.edu>).

Son organismos microscópicos con células envueltas con una cubierta o pared celular fabricada a partir de diversos materiales que les confieren resistencia contra antibióticos y otros germicidas, pareciéndose en este sentido a las bacterias gram positivas con membrana citoplasmática y pared celular, sin espacio periplásmico, con algunas excepciones en las que existe un espacio periplásmico en el que pueden encontrarse vesículas con membrana. Los lípidos de las membranas de las arqueas son muy diferentes a los que existen en otras formas de vida, por lo que probablemente son más resistentes a las condiciones ambientales extremas. En las bacterias y células eucariotas se encuentran fosfolípidos, que están compuestos por una parte no polar hidrófoba, constituida por un ácido graso sin ramificaciones ni anillos, y una parte polar hidrófila unida a glicerol (D-glicerol) y fosfato, a través de un enlace tipo éster, formando la estructura en capa conocida como bicapa lipídica. En las arqueas los fosfolípidos también están constituidos por una estructura hidrófoba constituida por una estructura isoprenoide larga y ramificada, a veces con anillos de ciclohexano y ciclopropano, y una parte polar de glicerol (L-glicerol) y fosfato, pero unidos por enlaces tipo éter, cuya resistencia es muy superior a las temperaturas elevadas, por ejemplo (Caforio y Driessen, 2017) (Figura 2). Algunas arqueas tienen una monocapa lipídica en lugar de una bicapa lipídica, resultante de la fusión de dos cadenas hidrofóbicas, formando una única molécula con dos grupos polares hidrofílicos que podrían conferirle mayor rigidez a las condiciones extremas, como la acidez (Figura 3) (Pineda *et al.*, 2016).

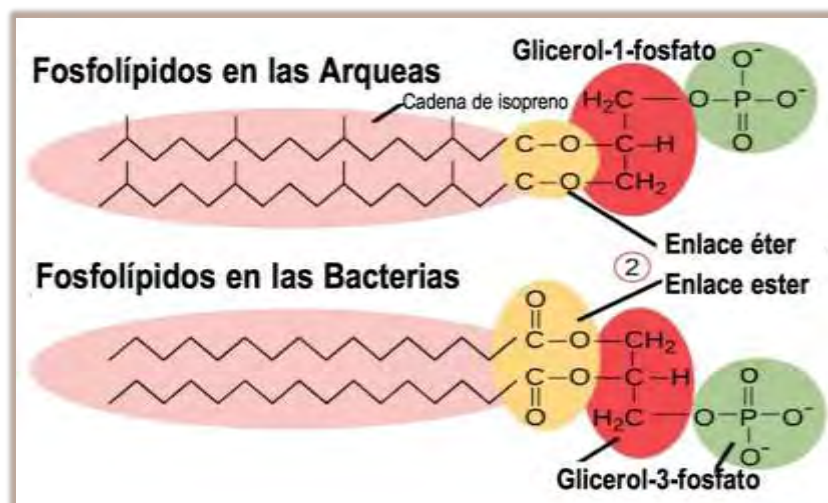


Figura 2. Diferencias en la estructura de los lípidos de la membrana celular de Bacterias y Arqueas. Fuente: <https://www.diferenciador.com/arqueas-y-bacterias/>

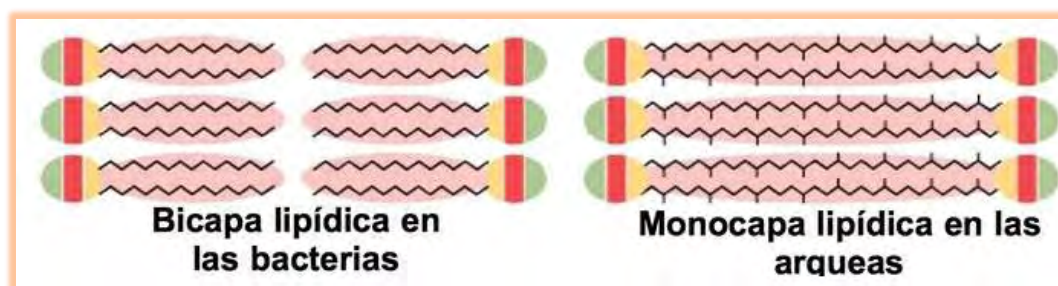


Figura 3. Diferencias en la membrana celular de bacterias y arqueas. Fuente: <https://www.diferenciador.com/arqueas-y-bacterias/>

La pared celular de la mayoría de las arqueas está compuesta de proteínas que forman una agrupación rígida (capa S) que cubre el exterior de la célula, formando una malla externa que protege química y físicamente a la membrana celular, la cual ofrece protección química y física y puede servir de barrera, impidiendo la entrada de sustancias a la célula (Klingl *et al.*, 2019). Algunas especies de arqueas metanogénicas presentan una pared celular formada por un compuesto similar al peptidoglicano de las bacterias, denominado pseudopeptidoglicano, que posee en lugar de enlace 1-4, enlaces 1-3; mientras que en otras arqueas la pared celular se compone de polisacáridos, glicoproteínas o proteínas. Las arqueas que carecen de esta estructura pueden clasificarse también como gram positivas, que poseen una capa homogénea y gruesa de pseudopeptidoglicano; y gram negativas, que carecen de membrana externa y de pseudopeptidoglicano (Albers y Meyer, 2011).

Su alimentación también es muy distinta a las bacterias, pudiendo aprovechar compuestos inorgánicos como hidrógeno, dióxido de carbono, alcoholes, azufre, y hierro, otros como fuentes de energía, considerándose como quimiótrofos. Pueden obtener su energía a partir del azufre y el amoníaco, usando como fuentes de carbono compuestos inorgánicos o fijación del nitrógeno, considerándose como arqueas litótrofas, entre las que se encuentran las nitrificantes, metanogénicas y las oxidantes anaerobias del metano. Algunas son capaces de utilizar la luz como fuente de energía, pero sin realizar fotosíntesis, y tomando el carbono de moléculas orgánicas, son conocidas como arqueas fotótrofas. Por último, otras obtienen la energía a partir de compuestos orgánicos siendo denominadas arqueas organótrofas (Bräsen *et al.*, 2014).

Por lo general, son comunes las formas de vida libre en ambientes marinos y terrestres y podrían formar el 20% de la biomasa de la Tierra, ganándose algunas la denominación de extremófilas, debido a su adaptación para vivir en ambientes con condiciones ambientales consideradas como extremas, tales como altas o bajas temperaturas, elevadas concentraciones de sales, y valores de pH muy bajos o muy altos, en donde es imposible la supervivencia de otros seres vivos (DasSarma *et al.*, 2019). En este sentido, se pueden encontrar las arqueas termófilas que son capaces de crecer a elevadas temperaturas, entre los 80 y 100 °C medidas en los manantiales termales y géiseres, hasta los 400 °C registradas en las chimeneas hidrotermales del fondo marino (hipertermófilas). Por otro lado, las halófilas están adaptadas a vivir en ambientes con altas concentraciones de sales, tales como depósitos de extracción de sal, lagos salados naturales, superficies de pescados, o carnes en salazón (Pagaling *et al.*, 2012).

Algunas arqueas metanógenas se han encontrado en una relación mutualística en el sistema digestivo de animales en asociación con protozoos, mutualismo en el cual los protozoos digieren la celulosa liberando hidrógeno, el cual es convertido en metano por las arqueas usando CO₂ como aceptor final de electrones. Desde hace más de 30 años se ha reportado la existencia de arqueas metanogénicas en el tracto gastrointestinal humano (orden Methanobacteriales), en particular *Methanobrevibacter smithii* y *Methanosphaera stadtmanae*, las cuales pueden encontrarse en una relación mutualista interactuando con otros microbios para contribuir a la digestión de los alimentos (Gaci *et al.*, 2014). De igual forma, se han encontrado asociadas a corales (Apprill *et al.*, 2016; Frade *et al.*, 2016) y raíces de plantas (Edwards *et al.*, 2018). Se ha demostrado que las interacciones entre arqueas y otros organismos son tan específicas como las existentes en las simbiosis descritas para miembros del Dominio Bacteria; sin embargo, los mecanismos de reconocimiento aún no se entienden en su totalidad ya que no se tiene un organismo modelo arquea que ayude a describir este tipo de interacciones, tal como es el caso de *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*, *Pseudomonas aeruginosa* y *Vibrio* sp (Wrede *et al.*, 2012).

FILOGENIA DEL DOMINIO ARCHAEA

Han pasado 30 años desde que Woese *et al.* (1990) propusieron un sistema natural de clasificación de los seres vivos en Archaea, Bacteria y Eukarya, basado en comparaciones de las secuencias de los ARN de la subunidad pequeña de los ribosomas o ARN ribosomal 16S, método que en los años siguientes se convertiría en un estándar para la identificación y clasificación de bacterias y arqueas, en especial cuando era complementado con datos fenotípicos, colocando a cada cepa aislada en un contexto biológicamente significativo. Como ocurre con la mayoría de los cambios de paradigma, la propuesta no fue aceptada de manera inmediata por la comunidad científica. En principio, porque iba en contra de la ampliamente aceptada idea de la concepción procariota-eucariota; además, encontró fuertes críticas por haber sido propuesta solo con datos moleculares sin información morfológica. Por otra parte, las tecnologías de construcción de árboles filogenéticos se encontraban en reciente nacimiento, y que la mayoría de las arqueas se descubrían y describían en ambientes extremos, lo que podría llevar a suponer que se trataba de bacterias con un grado de evolución menor (Stetter, 2006).

Posteriormente se obtiene evidencia experimental que diferencia a las arqueas del resto de los seres vivos, entre las que se pueden enumerar la falta de peptidoglicano en la pared celular, la semejanza de la RNA polimerasa dependiente de ADN a la de las eucariotas, y membranas celulares compuestas por lípidos basados en isopreno unidos por enlaces éter glicerol-1-fosfato (Albers y Meyer, 2011). No es hasta 1996 cuando su evolución independiente es mundialmente aceptada, gracias a la publicación del primer genoma de una arquea, la metanógena *Methanococcus jannaschii* (Bult *et al.*, 1996). El estudio de las arqueas había estado fuertemente limitado por la incapacidad de obtener a estos organismos en cultivo, situación que cambió con el desarrollo de técnicas de recuperación de secuencias de RNA ribosomal a partir de muestras ambientales, tales como la metagenómica y metaproteómica. Este tipo de técnicas permitió extender el entendimiento acerca de la diversidad del Dominio Archaea, pero sobre todo cambiar la noción de que las arqueas son en su gran mayoría extremófilas, y que por el contrario se encuentran ampliamente distribuidas en la Tierra (Stepanauskas, 2012; Sangwan *et al.*, 2016).

Los Primeros Phyla de las Arqueas: Crenarchaeotas y Euryarchaeota

Durante los años comprendidos entre 1990 y 2002, los phyla Euryarchaeota y Crenarchaeota eran los únicos reconocidos (Figura 4) dentro de las arqueas. El Phylum Crenarchaeota agrupa fundamentalmente especies hipertermófilas, las especies que crecen a las mayores temperaturas conocidas: en suelos (Sulfolobales y Thermoproteales) y aguas (Desulfurococcales) calentados por la actividad volcánica, sulfataras (manantiales ricos en azufre, agua hirviendo y suelos hasta 100°C, con valores de pH muy ácido debido

a la producción de ácido sulfúrico resultante de la oxidación biológica del azufre o los sulfuros), en hidrotermales submarinas, o en obras del hombre como salinas de agua caliente de las plantas geotérmicas de producción de energía (Brochier-Armanet *et al.*, 2008; Jay *et al.*, 2016). Las sulfataras pueden ser ligeramente alcalinas o ácidas, hasta extremadamente ácidas ($\text{pH} < 1$), pudiendo aislar hipertermófilos en cualquiera de estos pH, siendo el rango más común de 5 a 8. Salvo algunas excepciones, los crenarchaeotas hipertermófilos son anaerobios estrictos presentando metabolismos quimiolitótrofo o quimiorganótrofo, o ambos (*Sulfolobus*), con una amplia variedad de donadores y aceptores de electrones. Por ejemplo, muchos pueden crecer quimiolitotróficamente bajo condiciones anóxicas con H_2 como donador de electrones, y S^0 y NO_3^- como aceptores de electrones; mientras que otros pueden oxidar H_2 aeróbicamente, o respirarlo usando al ión férrico como aceptor de electrones. No se han encontrado crenarchaeotas hipertermófilos fotosintéticos. Estos microorganismos ocupan ramas muy cortas en el árbol de la vida basado en el ARNr 16S, con relojes evolutivos lentos, siendo los últimos en haber evolucionado a partir del antecesor común (Dutta *et al.*, 2019).

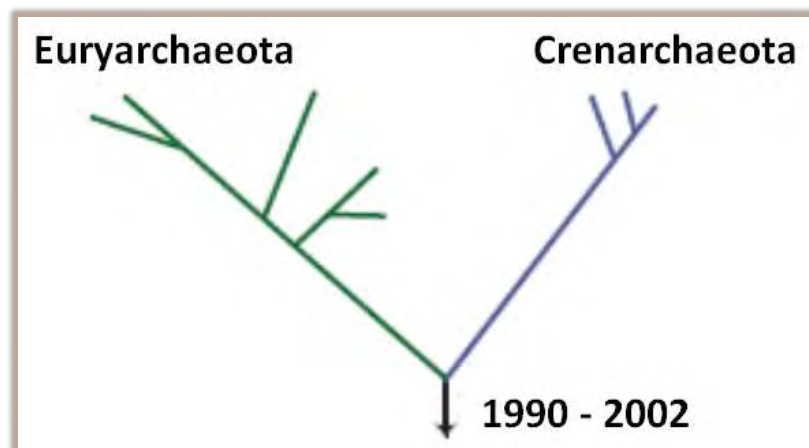


Figura 4. Primeros phyla de Archaea descritos. (Fuente: Dutta *et al.*, 2019).

Los crenarchaeotas psicrófilos se han identificado en comunidades que habitan ambientes no termales, detectándose por muestreos de aguas oceánicas, descubriendo de este modo que colonizan incluso las aguas antárticas. Son de naturaleza plantónica, ya que viven suspendidos en el agua o unidos a partículas suspendidas en la misma, alcanzando densidades poblacionales de hasta 10^4 células/ml. El reloj evolutivo de estos microorganismos es más rápido, por lo que ocupan ramas más largas en el ciclo de la vida (Gribaldo y Brochier-Armanet, 2006).

El Phylum Euryarchaeota comprende un grupo diverso de arqueas, muchas de las cuales ocupan ambientes extremos. Podemos encontrar en este *Phylum* a las arqueas metanogénicas (aeróbicas estrictas) ligadas a las halobacterias (aerobias en su mayor

parte), los hipertermófilos *Thermococcus* y *Pyrococcus*, el metanógeno *Mathanopyrus*, *Thermoplasma* carente de pared celular, y una gran variedad de origen marino (Eme y Doolittle, 2015). Dentro del Phylum Euryarchaeota encontramos a las arqueas halófilas extremas, las cuales habitan ambientes de elevada salinidad (salinas, lagos salados naturales, superficies de alimentos en salazón) conocidos como hábitats hipersalinos. Es importante destacar que el término halófilo extremo se usa para indicar que estos organismos no solo son halófilos, sino que además requieren obligatoriamente altas concentraciones de sal (en algunos casos, cercanas a la saturación). Un organismo halófilo extremo requiere por lo menos 1,5 M de NaCl (9%), la mayoría de las especies presentan crecimientos óptimos entre 2 y 4 M (12-13%), y en algunas excepciones pueden tolerar concentraciones de 5,5 M (32%). Las bacterias halófilas son quimiorganótrofas y aerobias estrictas, utilizando aminoácidos o ácidos orgánicos como fuente de carbono y energía, y requieren una gran variedad de factores de crecimiento, principalmente vitaminas. La excepción la encontramos en algunas especies del género *Halobacterium* que oxidan carbohidratos. Algunas especies crecen en anaerobiosis, fermentando azúcares o por respiración anaerobia unida a la reducción de nitrato o fumarato (Takai y Horikoshi, 1999).

Un número importante de Euryarchaeota produce metano (CH₄) como parte integral del metabolismo, denominándose metanógenos capaces de llevar a cabo la metanogénesis. Los metanógenos difieren ampliamente en tipos morfológicos gracias a diferencias en sus paredes celulares, encontrando pseudomureína en las paredes celulares de *Methanobacterium*, metanocondroina en *Methanosarcina* y glicoproteínas de pared en *Methanococcus* y *Methanoplanus*. Desde el punto de vista fisiológico, los metanógenos son anaerobios estrictos, mesófilos, aunque también se han descrito extremófilos para la temperatura y la salinidad (Tejerizo *et al.*, 2017).

Formando un Orden propio dentro de los Euryarchaeota encontramos a *Thermoplasma*, *Ferroplasma* y *Picrophilus*, siendo los más acidófilos de todos los procariotas conocidos y, en el caso de *Picrophilus*, pudiendo crecer incluso en valores de pH 0. Son similares a micoplasmas y se denominan Thermoplasmatales. *Thermoplasma* es un quimiorganotrofo que crece a 55°C y pH 2, son aerobios facultativos (crecimiento aerobio o anaerobio respirando azufre), y carecen de pared celular. Para sobrevivir a las condiciones de presión osmótica sin pared celular, *Thermoplasma* ha desarrollado una pared celular con una estructura única: contiene lipoglicano, un material semejante a un lipopolisacárido, que es un lípido tetraéter con manosa y glucosa, y además contiene lipoproteínas más no esteroides, haciendo que la membrana sea estable a las condiciones ácidas. Otra particularidad de *Thermoplasma* es que posee un genoma pequeño con el ADN asociado a una proteína muy básica, semejante a las histonas, formando estructuras esféricas que recuerdan a los nucleosomas eucariotas; proteínas que se unen al ADN similares a las histonas, también se han encontrado en varias Euryarchaeota hipertermófilas (Shimada *et al.*, 2008). *Ferroplasma* es un quimiolitótrofo que carece de pared celulares acidófilo, pero no termófilo, que oxida ion ferroso a férrico obteniendo así

la energía, y asimila dióxidos de carbono por ser autótrofo (Merino *et al.*, 2016). *Picrophilus* es un acidófilo extremo, que posee pared celular, y es capaz de crecer a valores de pH entre 0,7 y 0,6 (Vinokur *et al.*, 2016).

Algunos Euryarchaeota son capaces de crecer en ambientes termófilos o hipertermófilos (mayores de 80°C), clasificados dentro del orden de los Thermococcales, con características similares a los crenarcheotas termófilos (Gorlas *et al.*, 2015). Por último, podemos encontrar al Euryarchaeota hipertermofílico *Archaeoglobus* que tiene la particularidad de ser considerado como un verdadero reductor de sulfato (SO₄⁻) a H₂S (Abellón-Ruíz *et al.*, 2016).

El Nacimiento de Nuevos Phyla

Durante los últimos años se ha incrementado significativamente el número de datos genómicos de linajes de arqueas no cultivados; por ejemplo, según la base de datos NCBI para diciembre de 2016 se disponían de 1062 genomas de arqueas, de los cuales 186 son de metagenomas y 111 de genomas de una sola célula, indicando el ritmo acelerado al que se mueve la genómica de las arqueas a pesar de que el número de aislamientos de nuevas especies se ha mantenido relativamente estacionario (Yarza *et al.*, 2014). El análisis de los metagenomas publicados ha permitido realizar predicciones metabólicas de los linajes no cultivados, aportando información invaluable para el diseño de estrategias de cultivo. Además, los metagenomas han tenido un fuerte impacto sobre la sistemática de las arqueas, llevando a la proposición de nuevos clados en varios niveles taxonómicos (clases, Phylum, superclases, superphylum) con una con una gran cantidad de nuevos nombres asignados, lo que es posible gracias a que no existen criterios establecidos para proponer un nuevo nivel taxonómico por encima de la Clase en este grupo de microorganismos, siendo urgente establecer estos criterios basados en datos genómicos en la taxonomía microbiana (Gribaldo y Brochier-Armanet, 2012).

Entre los años 2002 y 2011 fueron propuestos nuevos phyla del Dominio Archaea, basados en la evidencia resultante de estudios filogenéticos y análisis genómicos, que fueron incrementando en número gracias al aumento de la cantidad de genomas publicados en las bases de datos y a estudios metagenómicos de poblaciones procariotas; estos phyla fueron denominados Korarchaeota, Nanoarchaeota, Thaumarchaeota (oxidantes de amonio), y Aigarchaeotawas, este último propuesto en el 2011 y que junto con los phyla Crenarchaeota, Korarchaeota y Thaumarchaeota comprenden el superphylum “**TACK**” (también conocido como **Protoarchaeota**) (Figura 5) (Kozubal *et al.*, 2013; Petitjean *et al.*, 2014). En los últimos 5 años se ha incrementado de manera significativa el conocimiento acerca de la diversidad del Dominio Archaea (Figura 6). Por ejemplo, el superphylum TACK engloba tres linajes adicionales: Geoarchaeota (Guy *et al.*, 2015), Bathyarchaeota (He *et al.*, 2016) y Verstraetearchaeota (Vanwonterghem *et al.*, 2016). Durante mucho tiempo, el Phylum Thaumarchaeota se ha identificado como las arqueas aerobias oxidantes de amoniaco ecológicamente importantes que habitan en el

mar y algunos ambientes terrestres (Pester *et al.*, 2011); los datos de metagenómica proporcionan información importante acerca de la variabilidad metabólica del mismo, **pudiendo encontrar especies que obtienen la energía y carbono a partir de la β -oxidación** de ácidos grasos volátiles usando fumarato como aceptor final de electrones, o en simbiosis con metanógenos. Otras especies son consideradas quimiorganótrofos muy versátiles, con potencialidad de crecer usando varios carbohidratos, péptidos, y aminoácidos como fuentes de carbono y energía (Beam *et al.*, 2014).

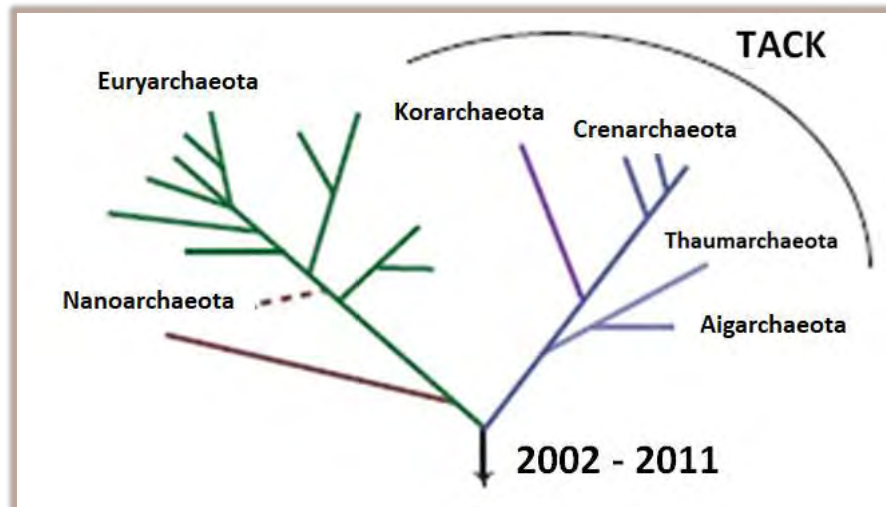


Figura 5. Phyla adicionales del Dominio Archaea identificados entre 2002 y 2011. El estatus de Phylum de Nanoarchaeota aún es controversial. Fuente: Kosubal *et al.*, 2013 y Petitjean *et al.*, 2014.

Las Bathyarchaeota se encuentran frecuentemente en ambientes marinos subterráneos, por lo que tienen un potencial metabólico variable (Vanwonterghem *et al.*, 2016), con miembros del Phylum codificando para proteínas con un papel potencial en la producción de acetato usando una versión de las arqueas de la ruta de fijación de carbono de Wood-Ljungdahl (WLP). Algunos subgrupos de Bathyarchaeota parecen ser capaces de fermentar sustratos orgánicos y realizar homoacetogénesis, la cual se pensaba era exclusiva de las bacterias (He *et al.*, 2016). Además, algunos de estas arqueas tienen la capacidad de crecer de manera heterotrófica usando péptidos, celulosa, quitina, compuestos aromáticos y ácidos grasos, pudiendo cambiar entre un estilo de vida heterotrófico y autotrófico (Lazar *et al.*, 2016). Por otra parte, las arqueas del Phylum Verstraetearchaeota (del superphylum TACK) se encuentran en ambientes anóxicos con altos flujos de metano, codificando en sus genomas la información necesaria para un complejo Mcr completo y el repertorio genético para llevar a cabo metanogénesis a partir de metanol, metanotiol, y metilamina (Lloyd *et al.*, 2013).

por alto en los análisis convencionales, y los que se han encontrado cultivados pertenecen a las Nanoarchaeota que crecen unidas a las Crenarchaeota como célula huésped (Podar *et al.*, 2013). De todos los phyla de DPANN, las arqueas “ARMAN” (comprende a las Parvarchaeota y Micrarchaeota) fueron las primeras en ser analizadas genómicamente, revelando en sus genomas el potencial para realizar los pasos centrales del metabolismo del carbono, degradación de lípidos, y fosforilación oxidativa; mientras que existen grupos tales como los conformados por Woese-, Pace- y Aenigmarchaeota que tienen un repertorio genómico reducido y una falta importante de la mayoría de las rutas anabólicas y catabólicas (Rinke *et al.*, 2013). Estos hallazgos indican que dentro del Superphylum DPANN existen miembros que establecen relaciones simbióticas estrictas, y otros capaces de encontrarse en formas de vida libre (Castelle *et al.*, 2015). Algunos miembros del Phylum Nanohaloarchaeota se han encontrado en lagos hipersalinos como formas de vida libre, con potencial para llevar a cabo metabolismos heterotróficos aerobios o fotoheterotróficos (Narasimgarao, *et al.*, 2012), o creciendo anaeróbicamente por medio de fermentación (Vavourakis *et al.*, 2016). Dentro de las DPANN se encuentran especies formadoras de biopelículas, tal es el caso del Phylum Altiarchaea, las cuales crecen autotróficamente en dióxido de carbono, acetato, formato, o monóxido de carbono; no son metanogénicas, pero se han encontrado genes que codifican para una ruta WLP de arqueas modificada (Vavourakis *et al.*, 2016).

ALGUNAS PARTICULARIDADES DEL DOMINIO ARCHAEA

Pequeños ARN Reguladores en Archaea

Los ARN pequeños reguladores (sRNA) están ampliamente distribuidos en todos los dominios de la vida. El primer sARN bacteriano fue descubierto en el genoma de *Escherichia coli* en 1984, después de lo cual han sido descritos entre 200 y 400 sARN con longitudes entre 50 y 300 nt, que pueden actuar sobre más de 1000 mARN, y están relacionados con importantes funciones de regulación tales como respuesta al estrés, regulación de genes de virulencia, utilización de fuentes de carbono y metabolismo (De Lay *et al.*, 2013; Lalaouna *et al.*, 2013). Los sARN de las bacterias están codificados por regiones intergénicas, en posición trans a su gen blanco, se unen cerca de los sitios de inicio de la traducción en su mARN (cerca de los sitios de unión de los ribosomas) por interacciones de apareamiento imperfecto, e inhiben o activan la traducción enmascarando el sitio de unión del ribosoma o haciendo inaccesible este sitio, estabilizando o desestabilizando el mARN, o promoviendo la unión de ciertas proteínas (Georg y Hess, 2011).

En el caso de eucariotas, se han descritos tres ARN pequeños reguladores: micro ARN (miARN), ARN de interferencia (siARN) y piwi ARN (piARN), los cuales tienen entre 20 y 30 nt de longitud. Los miARN normalmente reprimen la traducción de su mARN blanco gracias a la unión por apareamiento imperfecto entre el miARN y las regiones 3´-no

traducidas (3´-UTR) de su mRNA blanco, y tienen efecto en la eficiencia de traducción y/o estabilidad de los mRNA (Takahashi *et al.*, 2014). Los siARN son frecuentemente procesados a partir de ANR exógeno, y se unen a las regiones 3´-UTR de los mRNA blancos, resultando en la degradación del mRNA. Se piensa que los siARN han evolucionado como mecanismo de defensa a las infecciones con ARN viral (Haasnoot *et al.*, 2007). Los piARN forman complejos con las proteínas Piwi, y están involucrados en el silenciamiento de transposones durante la espermatogénesis (Kumar y Chen, 2012). En los últimos años se han descrito otras variedades de sARN que tienen importantes funciones en la regulación de los procesos de las células eucariotas: fragmentos derivados de tARN (tRF), derivados de procesamiento de tARN maduros o precursores de tARN (Gebestberger y Polacek, 2013); pequeños ARN nucleolares (snoARN), localizados en el núcleo y responsables de regular las modificaciones sitio-específicas de los rARN (Decatur *et al.*, 2013).

Los primeros sARN identificados en arqueas fueron los snoARN, lo cual fue sorprendente para organismos procariotas carentes de núcleo, y descritos en principio para especies de *Pyrococcus* y verificados experimentalmente en *Sulfolobus acidocaldarius* (Watkins y Bonhsack, 2012). Los snoARN están asociados con al menos cuatro proteínas formando los complejos de ribonucleoproteínas nucleolares pequeñas (snoRNP), los cuales tienen funciones tales como guiar la metilación de las ribosas en sitios específicos de los rARN, o regular la conversión de uridina a pseudouridina en sitios específicos del rARN (Lui y Lowe, 2013). Posterior al descubrimiento de los sARN de arqueas, han sido identificados grupos adicionales: sARN codificados en trans, fragmentos derivados de tARN, y sARN CRISPR (crARN).

Los primeros sARN fueron descubiertos en el genoma de *Methanocaldococcus janaschii* y *Pyrococcus furiosus* gracias a la utilización de aproximaciones bioinformáticas, encontrando 18 genes putativos de sARN en *M. janaschii* y cinco en *P. furiosus* (Schattner, 2002). Posteriormente, aproximaciones de RNómica a pequeña escala confirmaron la existencia de estos sARN en *Archaeoglobus fulgidus*, *Sulfolobus solfataricus* y *Haloferax volcanii* (Tang *et al.*, 2005), demostrando que el número de sARN es amplio en las arqueas.

A través de análisis de transcriptomas de genomas completos mediante secuenciación de alto rendimiento de bibliotecas de ADNc, llamado RNA-Seq, se hizo posible el análisis cuantitativo del ARN de diferentes especies, así como el análisis cuantitativo de los niveles diferenciales de transcripción en diversas condiciones (Sharma y Voge, 2009). Usando esta aproximación se han logrado describir 242 sRNA intergénicos y antisentido en *Methanosarcina mazei* en diferentes fuentes de nitrógeno (Jager *et al.*, 2009); 145 sRNA intergénicos y 45 ARN antisentido en *H. volcanii* en cultivos en fase exponencial, a elevadas temperaturas y concentraciones de sales reducidas (Heyer *et al.*, 2012); así como

en especies de *Pyrobaculum* (*P. aerophilum*, *P. arsenaticum*, *P. calidifontis* y *P. islandicum*) (Babski *et al.*, 2014) (Tabla 2).

Tabla 2. sRNA intergénicos en Trans, sARNs antisentido codificados en cis, y fragmentos derivados de tARN identificados experimentalmente en varias arqueas usando la herramienta RNA-Seq.

	sARN Intergénicos	asARN	tRF
Euryarchaeota			
<i>M. mazei</i>	199	43	• n.d.
<i>H. volcanii</i>	145	45	11
<i>P. abyssi</i>	107	215	• n.d.
Crenarchaeota			
<i>S. solfataricus</i>	43	185	• n.d.
<i>Pyrobaculum</i>	Presente*	Presente*	Presente*
Nonararchaeota			
<i>N. equitans</i>	Presente*	Presente*	Presente*

Fuente: (Babski *et al.*, 2014). • n.d., no determinado; * No se reportó la cantidad en el estudio.

Una vez que se identificaron los potenciales sARN se seleccionaron los mejores candidatos para estudios más profundos. Uno de los métodos más utilizados y que mayor información brinda es la generación de mutantes, en los que se elimina un sARN en particular y se compara su fenotipo con el del tipo salvaje en condiciones específicas, tales como cambios en la temperatura, concentraciones de sales o uso de fuentes de carbono. Este ha sido el procedimiento seguido con *H. volcanii* para la cual se generaron con éxito más de diez deleciones en las que solo dos no eran viables (Straub *et al.*, 2009; Fischer *et al.*, 2011; Heyer *et al.*, 2012). Usando esta estrategia, junto con análisis en el cambio del transcriptoma completo de cepas mutantes combinado con predicciones amplias del genoma *in silico* usando la herramienta IntaRNA, se facilitó la identificación del primer mARN blanco codificado en trans para un sARN de la arquea *M. mazei* (Busch *et al.*, 2008). En este estudio se demostró que existía un sitio de unión al ribosoma para el sARN, así como al codón de inicio de la traducción en el mARN, sugiriendo que esta interacción inhibe la iniciación de la traducción, un mecanismo que para la fecha se pensaba exclusivo para bacterias.

En arqueas también se han identificado varios tRF, reportados en varias especies de *Pyrobaculum* y *H. volcanii* (entre 11 y 51), los cuales pueden ser verificados a través de análisis de *northern blot*. Se ha observado que el tRF(Val) co-precipita con la subunidad pequeña del ribosoma, demostrándose en estudios de traducción *in vitro* que el tRF(Val)

inhibe el proceso de traducción. Por último, se ha demostrado que la generación de tRF(Val) a partir de tRNA (Val) se ve estimulada bajo ciertas condiciones de estrés metabólico, tales como estrés alcalino o uso de varias fuentes de carbono, lo que sugiere que los tRF tienen importantes funciones regulatorias (Bernick *et al.*, 2012).

En procariontes, se ha descrito un tipo especial de sARN, los CRISPR (***clustered regularly interspaced short palindromic repeat***), los cuales juegan un papel fundamental en la defensa contra ADN foráneo (virus o plásmidos conjugativos). Fueron descubiertos en 1987 en el genoma de *E. coli*, y se caracterizan por una serie de repeticiones cortas de secuencias de ADN separadas por una única secuencia, que se piensa son ADN foráneo que se ha adquirido en la región próxima al promotor del arreglo CRISPR (Ishino *et al.*, 1987). Los elementos CRISPR se transcriben y son procesados en un RNA CRISPR pequeño que contiene un elemento espaciador flanqueado por fragmentos de ARN repetidos. La secuencia espaciadora dirige el complejo CRISPR-Cas (Cas, proteínas para blancos de cADN), reconociendo ADN foráneo, el cual es degradado por un complejo de ribonucleoproteínas de interferencia (Koonin y Wolf, 2009). Una comparación de los sistemas CRISPR de bacterias y arqueas reveló que los últimos contienen mayor cantidad y de mayor longitud, mayor diversidad de las proteínas Cas, y una producción constitutiva de los crARN, que hasta el momento no se ha correlacionado con las condiciones extremas de crecimiento de este tipo de microorganismos (Wiedenheft *et al.*, 2012).

Hasta la fecha, solo los sARN de seis organismos arqueas han sido estudiados a fondo, tanto *in silico* como *in vivo*, lo que demuestra que el conocimiento de los sARN de las arqueas apenas está comenzando, tanto en la dilucidación de la cantidad como los mecanismos mediante los cuales se regula la expresión de los sARN así como los mismos regulan la expresión de sus mARN blanco.

Nanoarqueas: ¿Mito o Realidad?

Se cree que los microorganismos filtrables y de tamaño nanométrico representan los seres vivos más pequeños de la Tierra, aunque existe controversia en la definición exacta de este término. Sin embargo, se acepta que deben estar dentro de lo que se conoce como nano rango, es decir, tamaños entre 50-400 nm, que sean capaces de atravesar filtros de tamaño de poro <0,45 µm. También se les ha denominado como ultra-micro bacterias, ultra-micro células, células enanas, bacterias ultra pequeñas, nanoorganismos, nanobacterias, nanoarchaeas y nanobios (Baker *et al.*, 2010; Duda *et al.*, 2012). En el caso de las Archaea, el término nanoarchaea se refiere únicamente al Phylum Nanoarchaeota, aunque es común encontrar errores en el uso de este término en la literatura. Las nanoarqueas son ubicuas, estando en gran abundancia en océanos, ríos, suelos y lechos de roca subterráneos, pudiendo encontrarlas en una amplia variedad de condiciones ambientales: ajustes de drenaje de minas ácidas, hielo glacial, permafrost, agua dulce,

rocas subterráneas, lagos hipersalinos, océano abierto, y el cuerpo humano (Suzina *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2015; Rogge *et al.*, 2017). Se han detectado a través de estudios de metagenómica, y se han logrado caracterizar aquellas pocas que se han logrado cultivar, aunque existen muchas dudas acerca de su ubicación taxonómica.

Antes de continuar con la descripción de las nanoarqueas, es necesario dejar en claro cierta terminología, ya que no en todos los casos los diferentes términos para denominar a los nanorganismos pueden ser usados como sinónimos. Algunas bacterias y arqueas tienen la capacidad de disminuir el tamaño celular a lo largo del tiempo, debido a la acción de factores internos y externos como falta de nutrientes y envejecimiento (Panikov, 2005), tal como lo hace *Staphylococcus aureus* quien reduce su tamaño en 40% cuando disminuyen las concentraciones de nutrientes (Chien *et al.*, 2012). En estos casos se usa el término “ultra-micro células”, y como sinónimos células enanas o ultrapequeñas (Duda *et al.*, 2012).

Si el volumen celular es menor a $0,1 \mu\text{m}^3$ (menor a $0,05 \mu\text{m}$ de diámetro) y el genoma se encuentra en el rango de 0,58 a 3,2 Mpb, y se mantiene constante independientemente de las condiciones de crecimiento, disponibilidad de nutrientes o la edad del cultivo, estamos en presencia de microorganismos de tamaño nanométrico, asociado a los términos ultrapequeños, ultra-micoorganismos, nanoarchaeas, nanoformas, nanomicroorganismos y nanobacterias (Duda *et al.*, 2012). Sin embargo, existen microorganismos con volúmenes celulares superiores a $0,1 \mu\text{m}^3$ que poseen genomas pequeños (1,5 a 2,0 Mpb), por lo que la definición no está completamente afinada. Por último, encontramos a los microorganismos que son capaces de atravesar poros de filtros entre $0,45$ y $0,22 \mu\text{m}$, aunque sus tamaños celulares son superiores a los descritos anteriormente (50-400 nm), posiblemente debido a la ausencia de una pared celular rígida. El término apropiado para este tipo de microorganismos es “filtrables” (Duda *et al.*, 2012).

Se piensa que los nanorganismos contienen genomas con una limitada cantidad de genes y rutas metabólicas, por lo cual se encuentran normalmente como simbioses, aunque se han encontrado nanorganismos de vida libre. En una relación simbiótica, el hospedador provee los metabolitos esenciales para la supervivencia, mientras que el huésped aporta funciones altamente especializadas que le permiten al hospedador ser más competitivo (McCutcheon y Moran, 2011).

Algunas arqueas de pequeño tamaño se agrupan en lo que se conoce como grupo ARMAN (*Archaeal Richmond Mine Acidophilic Nanoorganisms*), detectadas por primera vez a través de la técnica de secuenciación conocida como *shotgun* de una muestra acuosa tomada de una mina ácida de un sistema de drenaje (Baker *et al.*, 2006). Inicialmente fueron consideradas de vida libre como organismos de crecimiento lento, pero los análisis de metagenomas y proteómica revelaron que estos microorganismos poseen genomas de 1 Mpb de tamaño con conjuntos de genes verdaderamente únicos, en los que al 40% de los

genes no se les ha podido asignar función biológica conocida, y el 63% de las proteínas identificadas no pueden ser asignadas a las familias proteicas conocidas para las arqueas (Baker *et al.*, 2010). Debido al pequeño tamaño de sus genomas se ha lanzado la hipótesis de que las células ARMAN realmente dependen de otros miembros de la comunidad, bien sea como simbioses o comensales. La mayor cantidad de información con respecto a este tópico se ha obtenido posterior al cultivo de la arquea relacionada con ARMAN *Mancarchaeum acidiphilum*, en donde se demostró que es completamente dependiente de su huésped, la euryarchaea *Cuniculiplasma divulgatum*. *M. acidiphilum* ha sufrido una pérdida masiva de su genoma (0,95 Mpb), con vacíos significativos en la síntesis de aminoácidos, CoA, NAD, NADP, vitaminas, y grupo hemo; y con un metabolismo central carente de glicólisis, gluconeogénesis, vía de las pentosas fosfato y ciclo del ácido tricarbóxico (Golyshina *et al.*, 2017).

Del Phylum Nanoarchaeota, *Candidatus nanobsidianus stetteri* fue la primera en ser aislada junto con su huésped del Orden Sulfolobales, pudiendo usar varias especies de este orden como células hospedadoras (Podar *et al.*, 2013). Por otra parte, encontramos a *Nanopusillus acidilobi* un ecosimbionte termofílico de 100 a 300 nm de diámetro, que no posee genes relacionados con la respiración celular, síntesis de ATP, y no puede producir aminoácidos, lípidos, ácidos nucleicos, y cofactores, lo que sugiere un estilo de vida comensal o ectoparasítico (Wurch *et al.*, 2016).

Elementos Genéticos Extracromosomales de Arqueas: Virus y Plásmidos

Los virus son considerados como las entidades biológicas más abundantes de la biósfera, colonizando cada ecosistema en la Tierra, incluyendo ambientes hipersalinos, ácidos y de altas temperaturas. Debido a su abundancia juegan un papel fundamental en la dinámica de las poblaciones microbianas, en su genética y evolución (Rohwer y Thurber, 2009). El conocimiento acerca de los virus de las arqueas comenzó en los años 1970, cuando apenas estaba naciendo el término Archaea, siendo el equipo de trabajo de Wolfram Zillig en 1980 que describe por primera vez un nuevo morfotipo de virus conocido como virus en forma de huso 1 de *Sulfolobus* (SSV1) (Martin *et al.*, 1984). Este descubrimiento marcó el inicio de una nueva rama en el estudio de las arqueas, la virología de las arqueas. Hasta la fecha se han descrito más de 60 virus aislados a partir de aguas termales ácidas y de lagos hipersalinos, siendo morfológicamente diversos y genéticamente únicos. Sin embargo, se estima que se conoce aproximadamente el 1% de todos los virus reportados para las arqueas.

Para la fecha se reconocen un orden y diez familias de virus de arqueas, sin embargo, existe un número importante de virus de arqueas que se encuentran a la espera de ser clasificados (Garrett *et al.*, 2010). La mayoría de los virus reconocidos hasta la fecha con

morfotipos inusuales infectan a las crenarqueas, y son agrupados dentro del orden **Ligamenvirales**, el cual está compuesto por dos familias: **Lipothrrixviridae**, con virus de envolturas filamentosas, y **Rudiviridae** con virus en forma de bastón sin membrana de lípidos. También se encuentran virus en forma de huso o en forma de limón, pertenecientes a las familias **Fuselloviridae** y **Bicaudaviridae**. Dentro de los virus esféricos que infectan arqueas se encuentran el virus esférico de **Pyribaculum 1** y el virus esférico de **Thermoproteus tenax 1** clasificados dentro de la familia **Globuloviridae** (Krupovic *et al.*, 2014). Se han encontrado virus en forma de botella (familias **Ampullaviridae** y **Guttaviridae**), y virus baciliformes miembros de la familia **Clavaviridae**. La mayoría de los virus aislados a partir de euryarqueas son del tipo cabeza-cola, asignados a las familias **Myoviridae** y **Siphoviridae**, aunque se han reportado virus en forma de huso y esféricos isocahédricos en muestras provenientes de ambientes salinos tales como el Mar Muerto y las salinas de España (Oren *et al.*, 1997).

Todos los virus de arqueas conocidos contienen genomas de ADN doble banda (dsADN) lineal o circular de 5 a 144 kb, a excepción del virus de **Aeropyrum** y del virus de **Halorubum** que poseen ADN circular simple banda (Mochizuki *et al.*, 2010). Hasta la fecha no se han aislado virus a base de ARN en arqueas, sin embargo, en estudios de metagenómica se encontró un virus de ARN a partir de muestras aisladas de aguas termales (Bolduc *et al.*, 2012). Solo se conoce la función putativa de una pequeña fracción de los marcos abiertos de lectura (ORF, **Open Reading Frames**) de los genomas de virus de arqueas, debido a que poseen una función predecible o a su similaridad con genes de virus bacterianos disponibles en las bases de datos, lo que refuerza la idea de que los genomas de los virus de arqueas constituyen un pool genético que se ha adaptado a las particulares condiciones de vida de las arqueas (Krupovic *et al.*, 2012).

En lo que se refiere a los plásmidos, todos los plásmidos de arqueas conocidos han sido encontrados en las tres categorías de extremófilos: termófilos, halófilos y metanógenos. Los plásmidos de las arqueas se han enfocado en miembros de cuatro familias específicas, **Sulfolobaceae**, **Haloarchaeaceae**, y **Thermococcaceae** y varios metanógenos (Simon, 1978), describiéndose hasta la fecha más de 60 plásmidos del Dominio Archaea. Los plásmidos de arqueas de mayor importancia incluyen los aislados en metanógenos, que incluyen pMP1, pME2001 y pME2200 de **Methanobacterium thermoautotrophicum** y pFZ1 aislado de **Methanobacterium thermoformicum** (Nolling y de Vos, 1992). También se han aislado plásmidos pequeños de haloarqueas, entre los que destacan pHV2, pHSB1 y pHK2 que han sido usados para construir vectores de clonación (Hackett y DasSarma, 1989).

Solo se conoce la función de unos pocos plásmidos de arqueas, entre los que se encuentran dos plásmidos grandes de haloarqueas que portan genes responsables de la formación de las vacuolas; y el plásmido conjugativo de **Sulfolobus** que es capaz de esparcirse de una célula hospedadora a otra. Sin embargo, se le ha atribuido una función

putativa deducida a través de estudios bioinformáticos. Esto ha permitido conocer que los plásmidos pequeños parecen ser crípticos, ya que codifican solo para proteínas responsables de su propia replicación, segregación y regulación genética; pero los plásmidos grandes tienen ORFs a los cuales se les han predicho otras funciones putativas (Bult *et al.*, 1996). Algunos plásmidos termococales y metanococales, por ejemplo, pCIR10 de *Thermococcus* sp CIR10 y pFS01 de *Methanocaldococcus* sp, codifican proteínas tipo Hfq que contienen dominio de dedo ZF en el extremo N-terminal, las cuales se unen al ARN y llevan a cabo una amplia variedad de funciones relacionadas con el ARN en las células bacterianas (Krupovic *et al.*, 2013).

Por otra parte, los sistemas Toxina-Antitoxina (TA) han sido descritos en los genomas de bacterias y arqueas, siendo identificados recientemente en varios plásmidos metanococales y termococales, reportando genes TA de la familia RelBE en los plásmidos pCIR10, pEXT9a y pMETVU01; mientras que el plásmido pIRI33 de *Thermococcus* sp IRI33 codifica para el sistema TA de la familia VapBC (Krupovic *et al.*, 2013). El sistema TA tienen la particularidad de codificar una toxina estable y una antitoxina inestable, mediando la muerte postsegregacional de las células libres de plásmido, contribuyendo al mantenimiento del plásmido en la célula hospedadora (Cooper *et al.*, 2009). En bacterias, las toxinas VapC son endonucleasas sitio específicas que cortan el tARN portador de formil-metionina inhibiendo la traducción, y la antitoxina VapB contrarresta el efecto de VapC por medio de interacciones proteína-proteína; mientras que en el sistema RelBE, la RNasa RelE inhibe la traducción cortando el mARN en el sitio A del ribosoma, mientras que RelB antagoniza la acción de RelE a través de interacciones proteína-proteína o por represión transcripcional del operón *relBE*. La información que se conoce de los sistemas TA proviene de bacterias, pero la similaridad en secuencias hace suponer que podrían funcionar de manera similar en arqueas ya que no han sido funcionalmente caracterizados excepto para *Sulfolobus* (Maezato *et al.*, 2011).

APLICACIONES BIOTECNOLÓGICAS DE LAS ARQUEAS: EXTREMOZIMAS Y OTROS PRODUCTOS QUÍMICOS

Desde los años 70 nació la inquietud de usar organismos vivos o productos aislados de los mismos para llevar a cabo procesos industriales, permitiendo el nacimiento de una nueva rama de la Biología conocida como Biotecnología, la cual ha permitido mejorar los procesos llevados a cabo por varios sectores industriales como lo son la industria textil, de detergentes, generación de biocombustibles, industria farmacéutica, biorremediación, entre otros. La creciente demanda del desarrollo de procesos biotecnológicos nace del hecho de que los procesos industriales ameritan el uso de compuestos químicos como catalizadores, los cuales pueden generar productos de desecho altamente tóxicos (Banerjee *et al.*, 2003). Es por ello que el uso de biocatalizadores ha emergido como una alternativa ecológicamente amigable, más selectiva y en muchos casos mucho más

efectiva, por lo que se han aislado, caracterizado y usado como biocatalizadores varias enzimas provenientes de microorganismos mesofílicos, las cuales son muy efectivas, pero pierden estabilidad en condiciones extremas, como altas temperaturas o valores extremos de pH. Esto último ha incrementado la demanda de enzimas más estables en condiciones extremas, las cuales pueden ser obtenidas a partir de organismos extremófilos, capaces de llevar a cabo sus procesos vitales con normalidad incluso en condiciones consideradas como adversas para los microorganismos mesófilos, tales como valores extremos de temperatura, pH, salinidad, presión, radiación, o concentraciones de iones metálicos.

Como se ha descrito anteriormente, la mayoría de los microorganismos extremófilos pertenecen al Dominio Archaea, los cuales se encuentran ampliamente distribuidos en el planeta Tierra y poseen enzimas con características únicas en estructura y/o función, que les permiten tolerar y funcionar bajo las condiciones extremas a las que están sometidas, y que serían de gran utilidad en muchos procesos industriales, a estas proteínas se les ha denominado extremoenzimas (Dumorné *et al.*, 2017). Las clases de extremoenzimas más importantes que han sido aisladas de arqueas y que son utilizadas en diversos procesos industriales se verán a continuación.

Las enzimas proteolíticas o proteasas que catalizan la hidrólisis de proteínas a péptidos de menor tamaño o aminoácidos libres, se clasifican en dos grupos (endopeptidasas y exopeptidasas) y, dependiendo del mecanismo de catálisis, se dividen en serin-proteasas, cistein- o tiol-proteasas, proteasas ácidas, glutamil-proteasas, treonin-proteasas y metaloproteasas (Joshi y Satyanarayana, 2013). La mayoría de las proteasas de arqueas termófilos o hipertermófilos pertenecen a la clase de las serin-proteasas, y se han aislado de los géneros *Pyrococcus*, *Thermococcus*, *Desulfurococcus*, *Pyrobaculum*, *Staphylothermus* y *Sulfolobus* (Mayr *et al.*, 1996; Gogliettino *et al.*, 2014). También se han aislado alcalin-proteasas de arqueas halofílicas pertenecientes a los géneros *Haloferax*, *Halobacterium*, *Natrinema* y *Natronomonas* (Manikandan *et al.*, 2009). Se han utilizado en la industria de los alimentos para degradar proteínas complejas y ablandar carnes; como aditivos en detergentes domésticos para remover manchas; en biología molecular se usan para remover contaminantes proteicos en la amplificación por PCR; y en la industria del pan se utilizan en la disminución del tiempo de fermentación, y para modificar mezclas con altos contenidos de gluten por hidrólisis parcial de la mezcla (Antranikian *et al.*, 2005; Satyanarayana *et al.*, 2013).

Otras enzimas ampliamente usadas como biocatalizadores en biotecnología son las esterasas y lipasas. Las esterasas hidrolizan ésteres acilos de cadena corta solubles en agua; mientras que las lipasas catalizan la hidrólisis de acil-glicelores de cadena larga en glicerol y ácidos grasos, con una mayor amplitud de especificidad de sustratos que las esterasas. Ambos tipos de enzimas poseen selectividad química y de enantiómeros, y son estables en solventes orgánicos (Jaeger *et al.*, 1999). Se han aislado muchas esterasas y lipasas en arqueas hipertermofílicas de los géneros *Pyrococcus*, *Pyrobaculum*, *Sulfolobus*, *Aeropyrum*, y *Archaeoglobus* (Fojan *et al.*, 2000); así como de *Haloarcula* y *Halococcus*, las cuales son arqueas halofílicas (Kim *et al.*, 2008). Las esterasas y lipasas se usan en la

producción industrial de químicos finos, con más de 90% de pureza, tales como ibuprofeno, ketoprofeno y naxopreno (Panda y Gowrishanka, 2005). Las lipasas forman parte de los aditivos de detergentes para remover aceites y grasas; en la industria de los alimentos son usadas para modificar la estructura de algunos triglicéridos, incrementando el sabor o las propiedades nutricionales; en la industria de la pulpa y el papel para la remoción de componentes hidrofóbicos de la madera; y últimamente se han usado en la producción de nuevos materiales poliméricos biodegradables y amigables con el ambiente, y en la producción de biocombustibles (Robb *et al.*, 2008; Sandoval *et al.*, 2010). Por su parte, las estererasas se usan para modificar el sabor y fragancia de vinos, jugos de frutas, cerveza y alcoholes; y en la industria agroquímica son fundamentales en la producción de pesticidas, insecticidas y nematocidas (Panda y Gowrishanka, 2005).

Un importante y amplio grupo de enzimas muy usadas en la industria son las glicosil hidrolasas, que catalizan la hidrólisis de enlaces glicosídicos entre dos o más carbohidratos, o entre un carbohidrato y motivos no-carbohidrato unidos a los mismos. Dentro de ellas tenemos a las que degradan almidón, proceso que implica varios pasos y la combinación de varias enzimas: en principio es necesario despolimerizar el almidón en oligosacáridos y azúcares de menor tamaño (endo y exoamilasas), y posteriormente realizar la transferencia de enlaces oligoglucosídicos y residuos (glicosil-transferasas) (Sivazankar, 2009). Las α -amilasas o endohidrolasas rompen al azar enlaces α -1,4 en la parte interna del almidón, y muchas de las que se comercializan provienen de arqueas hipertermofílicas (aisladas de *Pyrococcus*, *Thermococcus*, *Desulfurococcus*, *Staphylothermus*, *Methanococcus* y *Sulfolobus*) o haloalcalófilas (*Haloarcula*, *Halorubrum*, *Haloferax*, y *Natronococcus*) (Fukushima *et al.*, 2005). En el caso de las exohidrolasas, o β -amilasas, rompen el almidón produciendo el disacárido β -maltosa; y solo se conoce una β -amilasa termoestable (PF0870) aislada de *Pyrococcus furiosus*, la cual trabaja a una temperatura óptima de 110 °C (Comfort *et al.*, 2008). De últimas en esta categoría encontramos a las glucoamilasas o γ -amilasas, las cuales son exohidrolasas que rompen los enlaces α -1,4 del almidón liberando β -D-glucosa; y en las arqueas se han aislado de especies termoacidofílicas de los géneros *Picrophilus*, *Sulfolobus* y *Thermoplasma* (Serour y Antranikian, 2002), y del metanógeno *Methanococcus* (Uotsu-Tomita *et al.*, 2001). Las enzimas especializadas en la degradación del almidón se han usado para obtener azúcares simples a partir del almidón, y productos con características gelatinosas, texturizadores, estabilizantes de los aromas, probióticos y edulcorantes (Robb *et al.*, 2008).

Siendo la celulosa el biopolímero más abundante del planeta, resulta importante su utilización como materia prima o su procesamiento en diversos procesos industriales. Las celulasas hidrolizan los enlaces β -1,4 de la celulosa, y en base a su estructura tridimensional y secuencia de aminoácidos se han dividido en tres tipos: endogluconasas, exogluconasas, y β -glucosidasas, siendo necesarias todas para la completa hidrólisis de la celulosa, proceso que a nivel industrial se realiza a altos valores de pH y temperatura. Estas enzimas están ampliamente distribuidas en bacterias, plantas, hongos, animales, y

en arqueas hipertermofílicas, termoacidofílicas, y haloalcalofílicas (Robb *et al.*, 2008; Ahmad *et al.*, 2014). En la industria de la pulpa y el papel se utilizan mezclas de endogluconasas para reducir la dureza de la corteza, ya que éstas disminuyen la viscosidad de la pulpa e incrementan la posibilidad de blanqueo del papel. En el caso de la industria de los alimentos, las celulasas se utilizan para incrementar los rendimientos de la extracción de jugos de las frutas, incrementando su nivel nutricional (Kuhad *et al.*, 2011); mientras que en la producción de biocombustibles, la celulasa se utilizan para incrementar el rendimiento de la sacarificación de desechos industriales y agronómicos para la producción de bioetanol (Robb *et al.*, 2008); y en agricultura funcionan como controladores de enfermedades en plantas ya que pueden degradar la pared celular de patógenos (Kuhad *et al.*, 2011). En la industria del vino y la cerveza, las gluconasas mejoran la calidad de la fermentación, así como el color, maceración, estabilidad y aroma (Li y Yu, 2013).

El xilano es el componente principal de la hemicelulosa, y es degradado por las xilanasas, proceso fundamental en los primeros pasos de la producción de papel, llevado a cabo a altas temperaturas siendo necesarias enzimas degradadoras de xilano termoestables (Vieille y Zeikus, 2001). Estas enzimas han sido reportadas en la arquea halofílica *Halorhabdus utahensis*, y en la hipertermofílica *Pyrodictium abyssi* (Andrade *et al.*, 2001; Wainøe e Ingvorsen, 2003). Las aplicaciones de estas enzimas son numerosas, entre las que se pueden destacar blanqueamiento de la pulpa de celulosa en la industria del papel, en lugar de usar cloro; mejoramiento de la clarificación de jugos de fruta, junto con celulasa y amilasa, e incremento de aroma, aceites esenciales, y pigmentos de frutas y vegetales; y como suplementos dietéticos, junto con proteasas, para tratar problemas de digestión (Cannio *et al.*, 2004; Juturu y Wu, 2012).

El segundo biopolímero más abundante del planeta es la quitina, presente en las paredes celulares de hongos, exoesqueleto de insectos y conchas de crustáceos, el cual no es tóxico, es biodegradable y tiene potencial antimicrobiano, siendo utilizado en la producción de oligosacáridos como sustancias bioactivas (Sarma *et al.*, 2013). Las quitinasas se encuentran presentes en las arqueas pertenecientes a los géneros *Haloferax*, *Halobacterium*, *Pyrococcus*, *Sulfolobus* y *Thermococcus* (Tanaka *et al.*, 2003; Andronopoulou y Vorgias, 2003), que son usadas en la industria farmacéutica para preparar quitoooligosacáridos con actividad antitumoral, y *N*-acetil-d-glucosamina usadas en el tratamiento de la osteoartritis, colitis ulcerativa y otros desórdenes de inflamación gastrointestinal. Muchos de los productos resultantes de la degradación de la quitina son usados para sanar heridas, formular cremas y lociones antifúngicas, producción de piel artificial, entre otros, ya que no son tóxicos, no producen alergias, son biodegradables, y biocompatibles (Hamid *et al.*, 2013).

Por último, las ADN polimerasas y ligasas son enzimas fundamentales en estudios de biología molecular. La ADN polimerasa es una enzima fundamental en la replicación en todas las formas de vida, y se encarga de sintetizar una nueva hebra de ADN de acuerdo al orden dictado por el templado, añadiendo desoxiribonucleótidos trifosfato al extremo

3´-OH terminal de la hebra creciente. La primera polimerasa termoestable fue la *Taq* polimerasa, ampliamente utilizada en PCR a nivel mundial, pero que no tiene actividad exonucleasa 3´-5´de lectura de prueba, por lo que no puede reparar apareamientos incorrectos. De modo que cuando es requerida una alta fidelidad para reducir la tasa de errores es conveniente utilizar la ADN polimerasa de arqueas, que poseen la actividad exonucleasa 3´-5´de lectura de prueba, son más termoestables, pero son más lentas. Hasta la fecha se han comercializado las ADN polimerasas de *Pyrococcus* (*Pfu* o *Pwo*) y de *Thermococcus* (Cline *et al.*, 1996; Ishino e Ishino, 2013). Por otra parte, la ADN ligasa es una enzima ubicua que forma enlaces fosfodiéster en una reacción dependiente de ATP, y se han aislado en arqueas termofílicas e hipertermofílicas tales como *Pyrococcus*, *Thermococcus*, *Methanocaldococcus jannaschii*, *Sulfophobococcus zilligii*, *Aeropyrum pernix*, *Archaeoglobus fulgidus*, y *Sulfolobus* (Dumorné *et al.*, 2017). Las ADN ligasas termoestables se usan en la construcción de *primers* para secuenciación, como enzimas LDR/LCR en una técnica para la detección de mutaciones en un par de bases en la hebra de ADN, y para el diagnóstico de enfermedades genéticas (Chambers y Patrick, 2015).

Adicional a las enzimas que hoy en día se están utilizando en procesos biotecnológicos, se ha descubierto que las arqueas tienen la capacidad de producir una amplia variedad de pequeños péptidos y metabolitos secundarios que pueden ser de gran interés biotecnológico. El estudio de estos compuestos ha sido bastante difícil ya que es mucho menos lo que se conoce acerca de las rutas de biosíntesis de arqueas que de bacterias, y se sabe que muchos de los genes necesarios para la producción de estos metabolitos, que no han sido descritos en arqueas pero si se ha evidenciado la producción de algunos de éstos solo en algunas especies de arqueas (Falb *et al.*, 2008). Uno de estos productos son las arqueocinas, péptidos antibióticos ampliamente producidos por las holoarqueas (donominadas halocinas) y más recientemente en el género *Sulfolobus* (sulfolobocinas), las cuales pueden tener diferentes rangos de actividad antimicrobiana (Torreblanca *et al.*, 1994). Las halocinas y sulfobilinas se usan en la industria textil para inhibir el crecimiento de microorganismos que puedan dañar el producto (Birbir *et al.*, 2004; Ellen *et al.*, 2011), y algunas tienen potencial uso médico, siendo eficientes en el control de otros patógenos (Lequerica *et al.*, 2006).

Otro producto del metabolismo de las arqueas son las diketopeperacinas, dipéptidos cíclicos ampliamente encontrados en bacterias y recientemente descritos en la arquea *Haloterrigena hispánica* (Tommonaro *et al.*, 2012), sin embargo, no se tiene conocimiento de cuantas y cuales arqueas pueden producir este compuesto. Estos dipéptidos tienen potenciales usos antifúngicos, antibacterianos, antivirales, y antitumorales (Martins y Carvalho, 2007). Por otra parte, las acil-homoserin-lactonas son metabolitos bien conocidos en bacterias y que participan en los mecanismos de *quorum sensing* de estos organismos, y se han identificado recientemente en arqueas, funcionando como biosensores que controlan la expresión de biopelículas, floculación y producción de enzimas (Joint *et al.*, 2007).

En arqueas también se han encontrado otros metabolitos de gran importancia, tales como: **i)** carotenoides, hallados comúnmente en haloarqueas y usados como complementos alimenticios y colorantes, ya que los carotenoides tienen posibles efectos beneficiosos en la salud humana como la prevención de enfermedades crónicas y cáncer (Sesso *et al.*, 2004); **ii)** biosurfactantes, tensioactivos formados por una mezcla de glucolípidos, ácidos grasos, proteínas y azúcares, los cuales son más ventajosos que los tensioactivos derivados de productos químicos, ya que no son tóxicos, son biodegradables, renovables y activos en una amplia gama de condiciones extremas, que se usan en la biorremediación de derrames de petróleo en suelos y agua, y en la industria cosmética, de alimentos y farmacéutica (Banat *et al.*, 2000; Sachdev y Cameotra, 2013); y **iii)** fenazinas, conocidas por su amplia variedad de actividades biológicas como antibacteriana, antiparasitaria, y antitumoral, descrita en la arquea *Methanosarcina mazei*, jugando un papel clave en el metabolismo del organismo como portador de electrones (Abken *et al.*, 1998; Laursen y Nielsen, 2004).

CONCLUSIONES

Es evidente que la taxonomía procariota es una ciencia dinámica, que se vio seriamente afectada por el reconocimiento de las arqueas como un tercer dominio separado, revolucionando los paradigmas de la diversidad y clasificación de los procariotas. Se cree que los miembros del dominio Archaea comprenden más del 20% de la biomasa de la Tierra, sin embargo, solo una pequeña fracción de estos organismos han sido aislados en cultivos puros, y la mayoría de ellos son extremófilos. El desarrollo de técnicas para caracterizar las comunidades bacterianas en base a las secuencias del ADNr 16S ha ayudado a ampliar nuestro entendimiento de la verdadera diversidad de los procariotas en la naturaleza. Posteriormente, se desarrollaron técnicas que permitieron caracterizar comunidades bacterianas naturales usando técnicas de metagenómica, RNA-Seq y proteómica, así como el desarrollo de nuevos métodos de cultivo especiales para aquellos miembros de las arqueas que hasta la fecha habían sido considerados como no-cultivables.

Los miembros del dominio Archaea ocupan los lugares más inhóspitos del planeta, pudiendo usar todas las formas de obtención de energía y uso de fuentes de carbono conocidas, por lo cual constituyen un pilar fundamental de los ecosistemas que ocupan, formando parte importante de los ciclos de movimiento de nutrientes y elementos químicos de la naturaleza. Por último, el entendimiento de las adaptaciones de las arqueas a estos lugares extremos permite una profunda comprensión de las adaptaciones de los microorganismos a ambientes extremos, y su posterior uso en el desarrollo de herramientas biotecnológicas que permitan el aprovechamiento de las bondades de este tipo de ambientes naturales. Gracias a esto, se han podido identificar y caracterizar extremoenzimas provenientes de arqueas que pueden funcionar como excelentes biocatalizadores debido a su extraordinaria estabilidad en condiciones extremas de pH, temperatura, concentraciones de solventes orgánicos, concentraciones de sales, entre

otras. Los biocatalizadores originados de la arqueas pueden mejorar el procesamiento del almidón, celulosa, quitina, xilano, y otros productos de origen natural, estando a la disposición todas las herramientas de tecnología del ADN recombinante que permitan mejorar la producción de este tipo de enzimas con interés industrial. Por último, las arqueas también son capaces de producir péptidos y metabolitos con enorme potencial biotecnológico, entre ellos uno de los más interesantes el de poder controlar las poblaciones de microorganismos, sobre todo en los tiempos actuales en los que nos enfrentamos a graves problemas relacionados con la resistencia bacteriana a los antibióticos.

Nota: Se agrega en Anexo 1 la clasificación del Reino Archaeobacterias, según la propuesta de Ruggiero *et al.* (2015).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abellón-Ruiz, J., Waldron, K. y Connolly, B. 2016. *Archaeoglobus fulgidus* DNA Polymerase D: A Zinc-Binding Protein Inhibited by Hypoxanthine and Uracil. *J. Mol. Biol.*, 428(14): 2805-2813.
- Abken, H., Tietze, M., Brodersen, J., Baumer, S., Beifuss, U. y Deppenmeier, U. 1998. Isolation and characterization of methanophenazine and function of phenazines in membranebound electron transport of *Methanosarcina mazei* Go1. *J. Bacteriol.*, 180: 2027-2032.
- Ahmad, N., Rashid, N., Haider, M., Akram, M. y Akhtar, M. 2014. Novel maltotriosehydrolyzing thermoacidophilic type III pullulan hydrolase from *Thermococcus kodakarensis*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 80: 1108-1115.
- Albers, S. y Meyer, B. 2011. The archaeal cell envelope. *Nat. Rev. Microbiol.*, 9: 414-426.
- Andrade, C., Aguiar, W. y Antranikian, G. 2001. Physiological aspects involved in production of xylanolytic enzymes by deep-sea hyperthermophilic archaeon *Pyrodictium abyssi*. *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 91-93: 655-669.
- Andronopoulou, E. y Vorgias, C. 2003. Purification and characterization of a new hyperthermostable, allosamidin-insensitive and denaturationresistant chitinase from the hyperthermophilic archaeon *Thermococcus chitonophagus*. *Extremophiles*, 7: 43-53.
- Antranikian, G., Vorgias, C. y Bertoldo, C. 2005. Extreme environments as a resource for microorganisms and novel biocatalysts. *Adv. Biochem. Eng. Biotechnol.*, 96: 219-62.
- Aprill, A., Weber, L. y Santoro, A. 2016. Distinguishing between Microbial Habitats Unravels Ecological Complexity in Coral Microbiomes. *mSystems*, 1(5): 143-216.
- Babski, J., Maier, L., Heyer, R., Jaschinski, K., Prasse, D., Jager, D., Randau, L., Schmitz, R., Marchfelder, A. y Soppa, J. 2014. Small regulatory RNAs in Archaea. *RNA Biology*, 115: 484-493.
- Banat, I., Makkar, R. y Cameotra, S 2000. Potential commercial applications of microbial surfactants. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 53: 495-508.
- Baker, B., Tyson, G., Webb, R., Flanagan, J., Hugenholtz, P., Allen, E. y Banfield, J. 2006. Lineages of acidophilic Archaea revealed by community genomic analysis. *Science*, 314: 1933-1935.
- Baker, B., Comolli, L., Dick, G., Hauser, L., Hyatt, D., Dill, B., Land, M., Verberkmoes, N., Hettich, R. y Banfield, J. 2010. Enigmatic, ultrasmall, uncultivated Archaea. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107, 8806-8811.
- Banerjee, A., Sharma, R. y Banerjee, U. 2003. The nitrile-degrading enzymes: current status and future prospects. *Appl Microbiol Biotechnol.*, 60: 33-44.
- Birbir, M., Eryilmaz, S. y Ogan, A. 2004. Prevention of halophilic microbial damage on brine cured hides by extremely halophilic halocin producer strains. *J. Soc. Leather Technol. Chem.*, 88: 99-104.

- Beam, J., Jay, Z., Kozubal, M. e Inskeep, W. 2014. Niche specialization of novel Thaumarchaeota to oxic and hypoxic acidic geothermal springs of Yellowstone National Park. *ISME J.*, 8: 938-951.
- Bernick, D., Dennis, P., Lui, L. y Lowe, T. 2012. Diversity of antisense and other non-coding RNAs in Archaea revealed by comparative small RNA sequencing in four *Pyrobaculum* species. *Front. Microbiol.*, 3: 1-18.
- Bolduc, B., Shaughnessy, D., Wolf, Y., Koonin, E., Roberto, F. y Young, M. 2012. Identification of novel positive-strand RNA viruses by metagenomic analysis of archaea-dominated Yellowstone hot springs. *J. Virol.*, 86: 5562-5573.
- Bräsen, C., Esser, D., Rauch, B. y Siebers, B. 2014. Carbohydrate metabolism in Archaea: current insights into unusual enzymes and pathways and their regulation. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 78(1):89-175.
- Brochier-Armanet, C., Boussau, B., Gribaldo, S. y Forterre, P. 2008. Mesophilic Crenarchaeota: proposal for a third archaeal Phylum, the Thaumarchaeota. *Nat. Rev. Microbiol.*, 6(3): 245-252.
- Brodmann, T., Endo, A., Gueimonde, M., Vinderola, G., Kneifel, W., de Vos, W., Salminen, S. y Gómez-Gallego, C. 2017. Safety of Novel Microbes for Human Consumption: Practical Examples of Assessment in the European Union. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1-15.
- Bult, C., White, O., Olsen, G., Zhou, L., Fleischmann, R., Sutton, G., Blake, J., FitzGerald, L., Clayton, R., Gocayne, J., Kerlavage, A., Dougherty, B., Tomb, J., Adams, M., Reich, C., Overbeek, R., Kirkness, E., Weinstock, K., Merrick, J., Glodek, A., Scott, J., Geoghagen, N. y Venter, J. 1996. Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii*. *Science*, 273: 1058-1073.
- Busch, A., Richter, A. y Backofen, R. 2008. IntaRNA: efficient prediction of bacterial sRNA targets incorporating target site accessibility and seed regions. *Bioinformatics*, 24(24): 2849-2856.
- Caforio, A. y Driessen, A. 2017. Archaeal phospholipids: Structural properties and biosynthesis. *Biochim. Biophys. Acta Mol. Cell Biol. Lipids*, 1862(11): 1325-1339.
- Cannio, R., Di Prizito, N., Rossi, M. y Morana, A. 2004. A xylan-degrading strain of *Sulfolobus solfataricus*: isolation and characterization of the xylanase activity. *Extremophiles*, 8: 117-124.
- Castelle, C., Wrighton, K., Thomas, B., Hug, L., Brown, C., Wilkins, M., Frischkorn, K., Tringe, S., Singh, A., Markillie, L., Taylor, R., Williams, K. y Banfield, J. 2015. Genomic expansion of domain archaea highlights roles for organisms from new phyla in anaerobic carbon cycling. *Curr. Biol.*, 25: 690-701.
- Chambers, C. y Patrick, W. 2015. Archaeal Nucleic Acid Ligases and Their Potential in Biotechnology. *Archaea*, 2015: 1-10.
- Chien, A., Hill, N. y Levin, P. 2012. Cell size control in bacteria. *Curr. Biol.*, 22: R340-R349.

- Cline, J., Braman, J. y Hogrefe, H. 1996. PCR fidelity of pfu DNA polymerase and other thermostable DNA polymerases. *Nucl. Acids Res.*, 24: 3546-3551.
- Comfort, D., Chou, C., Conners, S., VanFossen, A., Kelly, R. 2008. Functionalgenomics-based identification and characterization of open reading frames encoding α -glucoside-processing enzymes in the hyperthermophilic archaeon *Pyrococcus furiosus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 74:1281-1283.
- Cooper, C., Daugherty, A., Tachdjian, S., Blum, P. y Kelly R. 2009. Role of vapBC toxin-antitoxin loci in the thermal stress response of *Sulfolobus solfataricus*. *Biochem. Soc. Trans.*, 37: 123-126.
- DasSarma, S., DasSarma, P., Laye, V. y Schwieterman, E. 2019. Extremophilic models for astrobiology: haloarchaeal survival strategies and pigments for remote sensing. *Extremophiles* doi: 10.1007/s00792-019-01126-3.
- Decatur, W., Liang, X., Piekna-Przybylska, D. y Fournier, M. 2007. Identifying effects of snoRNA-guided modifications on synthesis and function of the yeast ribosome. *Methods Enzymol.*, 425: 283-316.
- De Lay, N., Schu, D. y Gottesman, S. 2013. Bacterial small RNA-based negative regulation: Hfq and its accomplices. *J. Biol. Chem.*, 288: 7996-8003.
- Duda, V., Suzina, N., Polivtseva, V. y Boronin, A. 2012. Ultramicrobacteria: formation of the concept and contribution of ultramicrobacteria to biology. *Microbiology*, 81: 379-390.
- Dumorné, K., Camacho, D., Astorga-Eló, M. y Renganathan, P. 2017. Extremozymes: A Potential Source for Industrial Applications. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 27(4): 649-659.
- Durbin, A. y Teske, A. 2012. Archaea in organic-lean and organic-rich marine subsurface sediments: An environmental gradient reflected in distinct phylogenetic lineages. *Front. Microbiol.*, 3: 1-26.
- Dutta, A., Sar, P., Sarkar, J., Dutta Gupta, S., Gupta, A., Bose, H., Mukherjee, A. y Roy, S. 2019. Archaeal Communities in Deep Terrestrial Subsurface Underneath the Deccan Traps, India. *Front. Microbiol.*, 10: 1362-1376.
- Edwards, J., Santos-Medellín, C., Liechty, Z., Nguyen, B., Lurie, E., Eason, S., Phillips, G. y Sundaresan, V. 2018. Compositional shifts in root-associated bacterial and archaeal microbiota track the plant life cycle in field-grown rice. *PLoS Biol.*, 16(2): 1-28.
- Eme, L. y Doolittle, W. 2015. Archaea. *Curr. Biol.*, 25(19): R851-R855.
- Ellen, A., Rohulya, O., Fusetti, F., Wagner, M., Albers, S. y Driessen, A. 2011. The sulfolobacin genes of *Sulfolobus acidocaldarius* encode novel antimicrobial proteins. *J. Bacteriol.*, 193: 4380-4387.
- Eun, Y., Ho, P., Kim, M., LaRussa, S., Robert, L., Renner, L., Schmid, A., Garner, E. y Amir, A. 2018. Archaeal cells share common size control with bacteria despite noisier growth and division. *Nature Microbiology*, 3(2): 148-154.
- Falb, M., Muller, K., Konigsmair, L., Oberwinkler, T., Horn, P., von Gronau, S., González, O., Pfeiffer, F., Bornberg-Bauer, E. y Oesterhelt, D. 2008. Metabolism of halophilic archaea. *Extremophiles*, 12(2): 177-196.

- Fischer, S., Benz, J., Spaith, B., Jellen-Ritter, A., Heyer, R., Doerr, M., Maier, L., Menzel-Hobeck, C., Lehr, M., Jantzer, K., Babski, J., Soppa, J. y Marchfelder, A. 2011. Regulatory RNAs in *Haloferax volcanii*. *Biochem. Soc. Trans.*, 39(1): 159-162.
- Fojan, P., Jonson, P., Petersen, M. y Petersen, S. 2000. What distinguishes an esterase from a lipase: a novel structural approach. *Biochimie.*, 82: 1033-1041.
- Frade, P., Roll, K., Bergauer, K. y Herndl, G. 2016. Archaeal and Bacterial Communities Associated with the Surface Mucus of Caribbean Corals Differ in Their Degree of Host Specificity and Community Turnover Over Reefs. *PLoS One*, 11(1): e0144702.
- Fukushima, T., Mizuki, T., Echigo, A., Inoue, A. y Usami, R. 2005. Organic solvent tolerance of halophilic α -amylase from a haloarchaeon, *Haloarcula* sp. strain S-1. *Extremophiles*, 9: 85-89.
- Gaci, N., Borrel, G., Tottey, W., O'Toole, P. y Brugère, J. 2014. Archaea and the human gut: new beginning of an old story. *World J. Gastroenterol.*, 20(43): 16062-16078.
- Garrett, R., Prangishvili, D., Shah, S., Reuter, M., Stetter, K. y Peng, X. 2010. Metagenomic analyses of novel viruses and plasmids from a cultured environmental sample of hyperthermophilic neutrophiles. *Environ. Microbiol.*, 12: 2918-2930.
- Georg J. y Hess, W. 2011. *cis*-antisense RNA, another level of gene regulation in bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 75: 286-300.
- Gebetsberger, J. y Polacek, N. 2013. Slicing tRNAs to boost functional ncRNA diversity. *RNA Biol.*, 10: 1798-1806.
- Gogliettino, M., Riccio, A., Cocca, E., Rossi, M., Palmieri, G. y Balestrieri, M. 2014. A new pepstatin-insensitive thermopain-like protease overproduced in peptide-rich cultures of *Sulfolobus solfataricus*. *Int. J. Mol. Sci.*, 15: 3204-3219.
- Golyshina, O., Toshchakov, S., Makarova, K., Gavrilov, S., Korzhenkov, A., La Cono, V. *et al.* 2017. "ARMAN" Archaea depend on association with euryarchaeal host in culture and in situ. *Nat. Commun.*, 8: 60-67.
- Gorlas, A., Marguet, E., Gill, S., Geslin, C., Guigner, J., Guyot, F. y Forterre, P. 2015. Sulfur vesicles from Thermococcales: A possible role in sulfur detoxifying mechanisms. *Biochimie*, 118: 356-364.
- Gribaldo, S. y Brochier-Armanet, C. 2012. Time for order in Microbial Systematics. *Trends Microbiol.*, 20(5):209-10.
- Gribaldo, S. y Brochier-Armanet, C. 2006. The origin and evolution of Archaea: a state of the art. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 361: 1007-1022.
- Guy, L., Spang, A., Saw, J. y Ettema, T. 2014. Geoarchaeote NAG1' is a deeply rooting lineage of the archaeal order Thermoproteales rather than a new Phylum. ISME J.**, 8: 1353-1357.
- Haasnoot, J., Westerhout, E. y Berkhout, B. 2007. RNA interference against viruses: strike and counterstrike. *Nat. Biotechnol.*, 25: 1435-1443.

- Hackett, N. y DasSarma, S. 1989. Characterization of the small endogenous plasmid of *Halobacterium* strain SB3 and its use in transformation of *Halobacterium halobium*. *Can. J. Microbiol.*, 35: 86-91.
- Hamid, R., Khan, M., Ahmad, M., Ahmad, M., Abdin, M., Musarrat, J. y Javed, S. 2013. Chitinases: an update. *J. Pharm. Bio. Allied Sci.*, 5: 21-29.
- He, Y., Li, M., Perumal, V., Feng, X., Fang, J., Xie, J., Sievert, S. y Wang, F. 2016. Genomic and enzymatic evidence for acetogenesis among multiple lineages of the archaeal Phylum Bathyarchaeota widespread in marine sediments. *Nat. Microbiol.*, 1: 16035.
- Heyer, R., Dorr, M., Jellen-Ritter, A., Spath, B., Babski, J., Jaschinski, K., Soppa, J. y Marchfelder, A. 2012. Haigh throughput sequencing reveals a plethora of small RNAs including tRNA derived fragments in *Haloferax volcanii*. *RNA Biol.*, 9: 1011-1018.
- Ishino, Y., Shinagawa, H., Makino, K., Amemura, M. y Nakata, A. 1987. Nucleotide sequence of the *iap* gene, responsible for alkaline phosphatase isozyme conversion in *Escherichia coli* and identification of the gene product. *J. Bacteriol.*, 169: 5429-5433.
- Ishino, S. e Ishino, Y. 2013. DNA Polymerases and DNA Ligases. En: Satyanarayana, T., Littlechild, J. y Kawarabayasi, Y. (Eds). *Thermophilic Microbes Environ Ind Biotechnol Biotechnol Thermophiles*. 2^{da} Ed. Dordrecht: Springer Netherlands. Pp: 429-458.
- Jaeger, K., Dijkstra, B. y Reetz, M. 1999. Bacterial biocatalysts: molecular biology, three-dimensional structures, and biotechnological applications of lipases. *Ann. Rev. Microbiol.*, 53: 315-351.
- Jager, D., Sharma, S., Thamsen, J., Ehlers, C., Vogel, J. y Schmitz, R. 2009. Deep sequencing analysis of the *Methanosarcina mazei* Gol transcriptome in response to nitrogen availability. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA*, 106: 21878-21882.
- Jay, Z., Beam, J., Kozubal, M., Jennings, R., Rusch, D. e Inskeep, W. 2016. The distribution, diversity and function of predominant Thermoproteales in high-temperature environments of Yellowstone National Park. *Environ. Microbiol.*, 18(12): 4755-4769.
- Joint, I., Tait, K. y Wheeler, G. 2007. Cross-kingdom signalling: exploitation of bacterial quorum sensing molecules by the green seaweed *Ulva*. *Philoso. Trans. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 362: 1223-1233.
- Joshi, S. y Satyanarayana, T. 2013. Biotechnology of cold-active proteases. *Biology (Basel)*, 2: 755-83.
- Juturu, V. y Wu, J. 2012. Microbial xylanases: engineering, production and industrial applications. *Biotechnol. Adv.*, 30: 1219-1227.
- Kim, S., Lee, W. y Ryu, Y. 2008. Cloning and characterization of thermostable esterase from *Archaeoglobus fulgidus*. *J. Microbiol.*, 46: 100-107.
- Klingl, A., Pickl, C. y Flechsler, J. 2019. Archaeal Cell Walls. *Subcell Biochem.* 9; 92:471-493.
- Koonin, E. y Wolf, Y. 2009. Is evolution Darwinian or/and Lamarckian? *Bio. Direct*, 4: 42-62.

- Kuhad, R., Gupta, R. y Singh, A. 2011. Microbial cellulases and their industrial applications. *Enzyme Res.*, 2011: 280696.
- Kozubal, M., Romine, M., Jennings, R., Jay, Z., Tringe, S., Rusch, D., Beam, J., McCue, L. y Inskeep, W. 2013. Geoarchaeota: a new candidate Phylum in the Archaea from high temperature acidic iron mats in Yellowstone National Park. *ISME J*, 7: 622-634.
- Krupovic, M., Quemin, E., Bamford, D., Forterre, P. y Prangishvili, D. 2014. Unification of the globally distributed spindle-shaped viruses of the Archaea. *J. Virol.*, 88: 2354-2358.
- Krupovic, M., Gonnet, M., Ben Hania, W., Forterre, P. y Erauso, G. 2013. Insights into dynamics of mobile genetic elements in hyperthermophilic environments from five new *Thermococcus* plasmids. *PLoS One*, 8: e49044.
- Krupovic, M., White, M., Forterre, P. y Prangishvili, D. 2012. Postcards from the edge: structural genomics of archaeal viruses. *Adv. Virus Res.*, 82: 33-62.
- Kumar, M. y Chen, K. 2012. Evolution of animal Piwi-interacting RNAs and prokaryotic CRISPRs. *Brief Funct. Genomics*, 11: 277-288.
- Lalaouna, D., Simoneau-Roy, M., Lafontaine, D. y Massé, E. 2013. Regulatory RNAs and target mRNA decay in prokaryotes. *Biochem. Biophys. Acta*, 1829: 742-747.
- Lequerica, J., O'Connor, J., Such, L.,** Alberola, A., Meseguer, I., Dolz, M., Torreblanca, M., Moya, A., Colom, F. y Soria, B. 2006. A halocin acting on Na⁺/H⁺ exchanger of Haloarchaea as a new type of inhibitor in NHE of mammals. *J. Physiol. Biochem.*, 62: 253-262.
- Laursen, J. y Nielsen, J. 2004. Phenazine natural products: biosynthesis, synthetic analogues, and biological activity. *Chem. Rev.*, 104: 1663-1685.
- Lazar, C., Baker, B., Seitz, K., Hyde, A., Dick, G., Hinrichs, K. y Teske, A. 2016. Genomic evidence for distinct carbon substrate preferences and ecological niches of Bathyarchaeota in estuarine sediments. *Environ. Microbiol.*, 18: 1200-1211.
- Li, X. y Yu, H. 2013. Halostable cellulase with organic solvent tolerance from *Haloarcula* sp. LLSG7 and its application in bioethanol fermentation using agricultural wastes. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.*, 40: 1357-1365.
- Lloyd, K., Schreiber, L., Petersen, D., Kjeldsen, K., Lever, M., Steen, A., Stepanauskas, R., Richter, M., Kleindienst, S., Lenk, S., Schramm, A. y Jørgensen, B. 2013. Predominant archaea in marine sediments degrade detrital proteins. *Nature*, 496: 215-218.
- Lui, L. y Lowe, T. 2013. Small nucleolar RNAs and RNA-guided post-transcriptional modification. *Essays Biochem.*, 54: 53-77.
- Madigan, M., Martinko, J. y Parker, J. 2004. Brock: Biología de los microorganismos. 10^a Edición. Editorial Pearson/Prentice Hall: 231-597.
- Maezato, Y., Daugherty, A., Dana, K., Soo, E., Cooper, C., Tachdjian, S., Kelly, R. y Blum, P. 2011. VapC6, a ribonucleolytic toxin regulates thermophilicity in the crenarchaeote *Sulfolobus solfataricus*. *RNA*, 17: 1381-1392.

- Manikandan, M., Pašić, L. y Kannan, V. 2009.** Purification and biological characterization of a halophilic thermostable protease from *Haloferax lucentensis* VKMM 007. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 25: 2247-2256.
- Martin, A., Yeats, S., Janekovic, D., Reiter, W., Aicher, W. y Zillig, W. 1984. SAV 1, a temperate u.v.-inducible DNA virus-like particle from the archaeobacterium *Sulfolobus acidocaldarius* isolate B12. *EMBO J.*, 3: 2165-2168.
- Martins, M. y Carvalho, I. 2007. Diketopiperazines: biological activity and synthesis. *Tetrahedron*, 63: 9923-9932.
- Mayr, J., Lupas, A., Kellermann, J., Eckerskorn, C., Baumeister, W. y Peters, J. 1996. A hyperthermostable protease of the subtilisin family bound to the surface layer of the archaeon *Staphylothermus marinus*. *Curr. Biol.*, 6: 739-49.
- McCutcheon, J. y Moran N. 2011. Extreme genome reduction in symbiotic bacteria. *Nat. Rev. Microbiol.*, 10: 13-26.
- Merino, M., Andrews, B., Parada, P. y Asenjo, J. 2016. Characterization of *Ferroplasma acidiphilum* growing in pure and mixed culture with *Leptospirillum ferriphilum*. *Biotechnol. Prog.*, 32(6): 1390-1396.
- Mochizuki, T., Yoshida, T., Tanaka, R., Forterre, P., Sako, Y. y Prangishvili, D. 2010. Diversity of viruses of the hyperthermophilic archaeal genus *Aeropyrum*, and isolation of the *Aeropyrum pernix* bacilliform virus 1, APBV1, the first representative of the family Clavaviridae. *Virology*, 402: 347-354.
- Narasingarao, P., Podell, S., Ugalde, J., Brochier-Armanet, C., Emerson, J., Brocks, J., Heidelberg, K., Banfield, J. y Allen, E. 2012. De novo metagenomic assembly reveals abundant novel major lineage of Archaea in hypersaline microbial communities. *ISME J.*, 6: 81-93.
- Nolling, J. y de Vos, W. 1992. Identification of the CTAG-recognizing restriction-modification systems MthZI and MthFI from *Methanobacterium thermoformicum* and characterization of the plasmid-encoded mthZIM gene. *Nucleic Acids Res.*, 20: 5047-5052.
- Oren, A., Bratbak, G. y Haldal, M. 1997. Occurrence of virus-like particles in the Dead Sea. *Extremophiles*, 1: 143-149.
- Oren A. 2004. Prokaryote diversity and taxonomy: current status and future challenges. *Philosophical Transactions B, R. Soc. Lond.*, 359: 623-638.
- Pagaling, E., Grant, W, Cowan, D., Jones, B., Ma, Y., Ventosa, A. y Heaphy, S. 2012. Bacterial and archaeal diversity in two hot spring microbial mats from the geothermal region of Tengchong, China. *Extremophiles*, 16(4): 607-618.
- Panda T. y Gowrishankar, B. 2005. Production and applications of esterases. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 67: 160-169.
- Panikov, N. 2005. Contribution of Nanosized Bacteria to the total biomass and activity of a soil microbial community. *Adv. Appl. Microbiol.*, 57: 245-296.
- Pester, M., Schleper, C. y Wagner, M. 2011. The Thaumarchaeota: an emerging view of their phylogeny and ecophysiology. *Curr. Opin. Microbiol.*, 14: 300-306.

- Petitjean, C., Deschamps, P., López-García, P. y Moreira, D. 2014. Rooting the domain archaea by phylogenomic analysis supports the foundation of the new kingdom Proteoarchaeota. *Genome Biol. Evol.*, 7: 191-204.
- Pineda De Castro, L., Dopson, M. y Friedman R. 2016. Biological Membranes in Extreme Conditions: Simulations of Anionic Archaeal Tetraether Lipid Membranes. *PLoS One*, 11(5): 1-19.
- Podar, M., Makarova, K., Graham, D., Wolf, Y., Koonin, E. y Reysenbach, A. 2013. Insights into archaeal evolution and symbiosis from the genomes of a nanoarchaeon and its inferred crenarchaeal host from Obsidian Pool, Yellowstone National Park. *Biol. Direct*, 8: 1-20.
- Rinke, C., Schwientek, P., Sczyrba, A., Ivanova, N., Anderson, I., Cheng, J., Darling, A., Malfatti, S., Swan, B., Gies, E., Dodsworth, J., Hedlund, B., Tsiamis, G., Sievert, S., Liu, W., Eisen, J., Hallam, S., Kyrpides, N., Stepanauskas, R., Rubin, E., Hugenholtz, P. y Woyke, T. 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature*, 499: 431-437.
- Robb, F., Antranikian, G., Grogan, D. y Driessen, A. 2008. *Thermophiles: biology and technology at high temperatures*. 1^{ra} Ed. Boca Raton: CRC Press.
- Rogge, A., Vogts, A., Voss, M., Jürgens, K., Jost, G. y Labrenz, M. 2017. Success of chemolithoautotrophic SUP05 and sulfurimonas GD17 cells in pelagic Baltic Sea redox zones is facilitated by their lifestyles as K- and r-strategists. *Environ. Microbiol.*, 19: 2495-2506.
- Rohwer, F. y Thurber, R. 2009. Viruses manipulate the marine environment. *Nature*, 459: 207-212.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS One*, 10(6): 1-54.
- Sachdev, D. y Cameotra, S. 2013. Biosurfactants in agriculture. *App. Microbiol. Biotech.*, 97: 1005-1016.
- Sandoval, G., Rivera, I., Barrera-Rivera, K. y Martínez-Richa, A. 2010. Biopolymer synthesis catalyzed by tailored lipases. *Micromol Sym.*, 289: 135-139.
- Sangwan, N., Xia, F. y Gilbert, J. 2016. Recovering complete and draft population genomes from metagenome datasets. *Microbiome*, 4: 8-16.
- Sarma, P., Prakash, J., Das, S., Kaur, M., Purushotham, P. y Podile, A. 2013. Microbial chitinases: natural sources, mutagenesis, and directed evolution to obtain thermophilic counterparts. En: Satyanarayana, T., Littlechild, J. y Kawarabayasi, Y. (Eds). *Thermophilic Microbes Environ Ind Biotechnol Biotechnol Thermophiles*. 2^{da} Ed. Dordrecht: Springer Netherlands. Pp: 649-69.
- Satyanarayana, T., Littlechild, J. y Kawarabayasi, Y. 2013. *Thermophilic microbes in environmental and industrial biotechnology: biotechnology of thermophiles*. 2^{da} Ed. Dordrecht: Springer.

- Schattner, P. 2002. Searching for RNA genes using base composition statistics. *Nucleic Acids Res.*, 30: 2076-2082.
- Seitz, K., Lazar, C., Hinrichs, K., Teske, A. y Baker, B. 2016. Genomic reconstruction of a novel, deeply branched sediment archaeal Phylum with pathways for acetogenesis and sulfur reduction. *ISME J.*, 10: 1696-1705.
- Serour, E. y Antranikian, G. 2002. Novel thermoactive glucoamylases from thermoacidophilic archaea *Thermoplasma acidophilum*, *Picrophilus torridus* and *Picrophilus oshimae*. *Antonie van Leeuwenhoek, Int J. Gen. Mol. Microbiol.*, 81: 73-83.
- Sesso, H., Buring, J., Norkus, E. y Gaziano, J. 2004. Plasma lycopene, other carotenoids, and retinol and the risk of cardiovascular disease in women. *Ame. J Clin. Nutr.*, 79: 47-53.
- Sharma, C. y Vogel, J. 2009. Experimental approaches for the discovery and characterization of regulatory samII RNA. *Curr. Opin. Microbiol.*, 12: 536-546.
- Shimada, H., Nemoto, N., Shida, Y., Oshima, T. y Yamagishi, A. 2008. Effects of pH and temperature on the composition of polar lipids in *Thermoplasma acidophilum* HO-62. *J. Bacteriol.*, 190(15): 5404-5411.
- Simon, R. 1978. *Halobacterium* strain-5 contains a plasmid which is correlated with presence of gas vacuoles. *Nature*, 273: 314-317.
- Sivazankar, B. 2009. Sugar, sweeteners, honey and confectionery. *Food Process Preserv.* 6^{ta} Ed. New Delhi: PHI Learning. Pp: 329-339.
- Stepanauskas, R. 2012. Single cell genomics: An individual look at microbes. *Curr. Opin. Microbiol.*, 15: 613-620.
- Stetter, K. 2006. History of discovery of the first hyperthermophiles. *Extremophiles*, 10: 357-362.
- Straub, J., Brenneis, M., Jellen-Ritter, A., Heyer, R., Soppa, J. y Marchfelder, A. 2009. Small RNAs in haloarchaea: identification, differential expression and biological function. *RNA Biol.*, 6: 281-292.
- Suzina, N., Esikova, T., Oleinikov, R., Gafarov, A., Shorokhova, A., Polivtseva, V. *et al.* 2015. Comparative characteristics of free-living ultramicroscopical bacteria obtained from natural biotopes. *Microbiology*, 51: 159-168.
- Takai, K. y Horikoshi, K. 1990. Genetic diversity of archaea in deep-sea hydrothermal vent environments. *Genetics*, 152(4): 1285-1297.
- Takahashi, R., Miyazaki, H. y Ochiya, T. 2014. The role of microRNAs in the regulation of cancer stem cells. *Front. Genet.*, 4: 295-310.
- Tanaka, T., Fukui, T., Atomi, H. e Imanaka, T. 2003. Characterization of an exo- β - d-glucosaminidase involved in a novel chitinolytic pathway from the hyperthermophilic archaeon *Thermococcus kodakaraensis* KOD1. *J. Bacteriol.*, 185: 5175-5781.
- Tang, T., Polacek, N., Zywicki, M., Huber, H., Brugger, K., Garret, R., Bachellerie, J. y Huttenhofer, A. 2005. Identification of novel non-coding RNAs as potential antisense regulators in the archaeon *Sulfolobus solfataricus*. *Mol. Microbiol.*, 55: 469-481.

- Tejerizo, G., Kim, Y., Maus, I., Wibberg, D., Winkler, A., Off, S., Pühler, A., Scherer, P. y Schlüter, A. 2017. Genome sequence of *Methanobacterium congolense* strain Buetzberg, a hydrogenotrophic, methanogenic archaeon, isolated from a mesophilic industrial-scale biogas plant utilizing bio-waste. *J. Biotechnol.*, 247: 1-5.
- Tommonaro, G., Abbamondi, G., Iodice, C., Tait, K. y De Rosa, C. 2012. Diketopiperazines produced by the halophilic archaeon, *Haloterrigena hispanica*, activate AHL bioreporters. *Microbial Ecol.*, 63: 490-95.
- Torreblanca, M., Meseguer, I. y Ventosa, A. 1994. Production of halocin is a practically universal feature of archaeal halophilic rods. *Letters Appl. Microbiol.*, 19: 201-205.
- Uotsu-Tomita, R., Tonzuka, T., Sakai, H. y Sakano, Y. 2001. Novel glucoamylasetype enzymes from *Thermoactinomyces vulgaris* and *Methanococcus jannaschii* whose genes are found in the flanking region of the α -amylase genes. *Appl Microbiol. Biotechnol.*, 56: 465-473.
- Vanwonterghem, I., Evans, P., Parks, D., Jensen, P., Woodcroft, B., Hugenholtz, P. y Tyson, G. 2016. Methylophilic methanogenesis discovered in the archaeal Phylum Verstraetearchaeota. *Nat. Microbiol.*, 1: 16170-16181.
- Vargas, F. y Villazante, C. 2014. Clasificación de los microorganismos. *Revista de Actualización Clínica Médica*, 44: 2309-2313.
- Vavourakis, C., Ghai, R., Rodriguez-Valera, F., Sorokin, D., Tringe, S., Hugenholtz, P. y Muyzer, G. 2016. Metagenomic insights into the uncultured diversity and physiology of microbes in four hypersaline Soda Lake brines. *Front. Microbiol.*, 7: 1-18.
- Vieille, C. y Zeikus, G. 2001. Hyperthermophilic enzymes: sources, uses, and molecular mechanisms for thermostability. *Microbiol. Mol. Bio. Rev.*, 65: 1-43.
- Vinokur, J., Cummins, M., Korman, T. y Bowie, J. 2016. An adaptation to life in acid through a novel mevalonate pathway. *Sci Rep.*, 6: 39737-39745.
- Wainø, M. e Ingvorsen, K. 2003. Production of β -xylanase and β -xylosidase by the extremely halophilic archaeon *Halorhabdus utahensis*. *Extremophiles*, 7: 87-93.
- Watkins, N. y Bohnsack, M. 2012. The box C/D and H/ACA snoRNPs: key players in the modification, processing and the dynamic folding of ribosomal RNA. *Wiley Interdiscip. Rev. RNA*, 3: 397-414.
- Wiedenheft, B., Sternberg, S. y Doudna, J. 2012. RNA-guided genetic silencing systems in bacteria and archaea. *Nature*, 428: 331-338.
- Woese, C. y Fox, G. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 74: 5088-5090.
- Woese C., Kandler, O. y Wheelis, M. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 4576-4579.
- Wrede, C., Dreier, A., Kokoschka, S. y Hoppert, M. 2012. Archaea in Symbioses. *Archaea* 2012: 1-11.

- Wu, X., Holmfeldt, K., Hubalek, V., Lundin, D., Åström, M., Bertilsson, S. *et al.* 2015. Microbial metagenomes from three aquifers in the Fennoscandian shield terrestrial deep biosphere reveal metabolic partitioning among populations. *ISME J.*, 10: 1192-1203.
- Wurch, L., Giannone, R., Belisle, B., Swift, C., Utturkar, S., Hettich, R. *et al.* 2016. Genomics-informed isolation and characterization of a symbiotic Nanoarchaeota system from a terrestrial geothermal environment. *Nat. Commun.*, 7: 12115-12129.
- Yarza, P., Yilmaz, P., Pruesse, E., Glöckner, F., Ludwig, W., Schleifer, K., Whitman, W., Euzéby, J., Amann, R. y Rosselló-Móra, R. 2014. Uniting the classification of cultured and uncultured bacteria and archaea using 16S rRNA gene sequences. *Nat. Rev. Microbiol.*, 12: 635-645.
- Zaremba-Niedzwiedzka, K., Caceres, E., Saw, J., Bäckström, D., Juzokaite, L., Vancaester E., Seitz, K., Anantharaman, K., Starnawski, P., Kjeldsen, K., Stott, M., Nunoura, T., Banfield, J., Schramm, A., Baker, B., Spang, A. y Ettema, T. 2017. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature*, 541: 353-358.

Anexo 1. Clasificación del Reino Archaeobacteria (Ruggiero *et al.*, 2015).

SuperReino	Reino	Phylum	Clase	Orden
Prokaryota	Archaea [= Archaeobacteria]	Crenarchaeota	“Aigarchaeota”	N.N. (“ <i>Ca. Caldiarchaeum</i> ”)
			“Korarchaeota”	N.N. (“ <i>Ca. Korarchaeum</i> ”)
			“Thaumarchaeota”	Cenarchaeales
				Thermoprotei
				[= Crenarchaeota]
				Acidilobales
				Desulfurococcales
				Fervidicoccales
				Sulfolobales
				Thermoproteales
		Euryarchaeota	Archaeoglobi	Archaeoglobales
			Halobacteria	Halobacteriales
			Methanobacteria	Methanobacteriales
			Methanococci	Methanococcales
			“Methanomicrobia”	N.N. (<i>Methanocalculus</i>)
				Methanocellales
				Methanomicrobiales
				Methanosarcinales
Methanopyri	Methanopyrales			
“Nanohaloarchaea”	N.N. (e.g., “ <i>Ca. Nanosalinarum</i> ”)			
Thermococci	Thermococcales			
Thermoplasmata	Thermoplasmatales			

CAPÍTULO 4

EL MUNDO DE LAS BACTERIAS

José Andrés Mendoza Gaviria

Departamento de Microbiología y Parasitología Clínicas, Facultad de Medicina,
Universidad de Los Andes, Mérida – Venezuela
Correo: joseandres.mendozagaviria@gmail.com

INTRODUCCIÓN

La información que hoy en día se tiene sobre las bacterias se ha incrementado inmensamente desde que el comerciante de telas holandés Anton van Leeuwenhoek hiciera las primeras observaciones de estos microorganismos con su rudimentario microscopio durante la segunda mitad del siglo XVII. Actualmente se conoce que las bacterias son microorganismos ubicuos, sin un núcleo verdadero (son células procariotas), cuyo genoma está constituido por ácido desoxirribonucleico (ADN) bicatenario circular que conforma un sólo cromosoma, aunque también puede observarse la presencia de plásmidos (segmentos pequeños de ADN circular). El conjunto de todas las clases y categorías de bacterias constituye el Dominio *Bacteria*, donde se encuentra incluido el reino de las eubacterias (Reino Eubacteria) (Hug *et al.*, 2016).

La gran mayoría de las bacterias son microorganismos unicelulares, aunque en algunos casos particulares, pueden encontrarse en forma de microorganismos pluricelulares (algunas bacterias filamentosas). De hecho, se trata de los organismos unicelulares más pequeños que se conocen en el planeta Tierra. Las bacterias pueden llegar a medir de 0,1 a 10 μm en su tamaño más grande. La mayoría de las bacterias esféricas tienen diámetros de 0,5 a 2 μm y los bacilos (bacterias en forma de bastón) miden por lo general de 0,2 a 2 μm de ancho y 1 a 10 μm de largo (Ryan y Ray, 2017). Muchas especies de bacteria viven en comunidades complejas en suspensión, adheridas a superficies de una sustancia mucoide conocida como biopelícula o *biofilm* (Branda *et al.*, 2005; O'Toole *et al.*, 2009). Se conocen cerca de 10.000 especies de bacterias, aunque se cree que la verdadera diversidad de este grupo de microorganismos es mucho mayor. De hecho, se estima que el número de especies puede alcanzar de 5 a 10 millones (Sogin *et al.*, 2006).

Las bacterias, en general, tienen una importancia capital en los ciclos bioquímicos que sostienen la vida en la Tierra, en particular, en los ciclos del carbono y en la fijación del nitrógeno en la biósfera. Un número importante de bacterias vive en el cuerpo humano, en un orden comparable al número de células que lo conforman, aun cuando la masa total de bacterias es mucho más importante y muchos científicos consideran a esta biomasa de bacterias asociada al cuerpo humano como un sistema más, que cumple funciones fundamentales en el sostenimiento de la homeostasis corporal.

Algunas eubacterias pueden resultar patógenas. Ellas pueden afectar tanto a animales como a vegetales. En los seres humanos, los síntomas de una infección bacteriana pueden, en ciertos casos, ser similares a los de una infección viral. En otros casos, las infecciones bacterianas pueden desencadenar incluso la muerte de un individuo. Sin embargo, existe la posibilidad de eliminar las infecciones bacterianas con la ayuda de los llamados antibióticos o compuestos farmacológicos antibacterianos.

A pesar de que constituyen el origen de muchas enfermedades infecciosas, las bacterias pueden de igual manera servir de modelo para estudiar mecanismos biológicos fundamentales. De hecho, gran cantidad de estudios llevados a cabo en laboratorios de Microbiología en todo el mundo ha permitido conocer de cerca la caracterización molecular de funciones que les permiten a las bacterias interactuar con el medio y, en algunos casos, determinar el origen de las enfermedades infecciosas.

¿BACTERIAS O EUBACTERIAS?

El término *procariota* fue durante muchos años sinónimo de *bacteria*. Sin embargo, en la década de 1990, investigaciones científicas permitieron descubrir un nuevo tipo celular procariota diferente a las bacterias. Se trataba de las *arqueobacterias* (Dominio Archaea) (Woese *et al.*, 1990; Mayr, 1998; Hug *et al.*, 2016).

Desde entonces, las “verdaderas” bacterias, que en forma genérica se llaman bacterias, son ahora denominadas *eubacterias* para establecer la diferencia con las arqueobacterias. Estas últimas son visualmente muy parecidas a las eubacterias, aun cuando poseen caracteres muy diferentes; de hecho, desde el punto de vista filogenético las arqueobacterias, o arqueas, se encuentran más cerca de las células eucariotas que a las mismas eubacterias. Hoy en día, las arqueas representan un dominio entero aparte, al lado del dominio de los organismos eucariotas y del dominio de las bacterias.

LAS BACTERIAS SON SERES VIVOS UBICUOS

Con una enorme capacidad de adaptación y de diversidad biológica, las bacterias han sido capaces de colonizar prácticamente todos los medios que se conocen en el planeta Tierra. Algunas bacterias pueden incluso vivir en condiciones realmente extremas, desarrollándose y multiplicándose a partir de la utilización de moléculas ricas en azufre, de metano o de hidrógeno, existentes en determinados ambientes extremos (Ryan y Ray, 2017).

Bacterias Patógenas

Algunas bacterias son patógenas para los seres humanos y el resto de los animales. A lo largo de la historia, han causado millones de muertes humanas y animales. Como información, se entrega un cortísimo listado de bacterias que son catalogadas como microorganismos directamente patógenos, que se han relacionado con la generación de importantes enfermedades infecciosas que, en ciertos casos, se han desarrollado como epidemias que han diezmando poblaciones y comunidades enteras:

- *Mycobacterium tuberculosis*, también conocido como bacilo de Koch, agente causal de la tuberculosis.
- *Yersinia pestis*, responsable de la peste.
- *Salmonella typhi*, bacteria causal de la fiebre tifoidea.
- *Staphylococcus aureus*, origen de infecciones cutáneas y numerosos casos de intoxicación alimentaria.
- *Vibrio cholerae*, que produce la enfermedad llamada cólera.
- *Neisseria meningitidis*, principal causa de la meningitis bacteriana.
- *Coxiella burnetii*, que produce la Fiebre Q.
- *Chlamydia tracomatis*, agente de la clamidiasis.
- *Brucella* sp., varias especies responsables de la brucelosis.

Utilidad de las Bacterias para la Humanidad

Sin embargo, las bacterias no tan solo son capaces de producir enfermedades, sino que han aportado grandes beneficios a la humanidad. Aparte de su uso en los procesos de fermentación de productos alimentarios, que se remonta desde la prehistoria, las bacterias han sido aprovechadas en una larga serie de fenómenos biológicos.

Entre otros, las bacterias se han utilizado por su capacidad de sobrevivir en diferentes medios y circunstancias y, en particular, por su propiedad para degradar la materia orgánica. De igual forma, se han utilizado en la protección de plantas agrícolas frente a otros organismos vivos agresores. Uno de los ejemplos más célebres es el uso de la bacteria *Bacillus thuringiensis*, capaz de sintetizar la proteína Bt, nociva para algunas especies de insectos invasores de plantaciones de maíz (Portela-Dussán *et al.*, 2013).

Las bacterias también se han utilizado en muchos y variados propósitos farmacéuticos y de ingeniería genética. Mediante la tecnología del ADN recombinante, las bacterias se han manipulado genéticamente para que sinteticen moléculas de interés terapéutico, como la insulina necesaria para atender las necesidades de individuos diabéticos, o la síntesis de la proteína de superficie del virus B de la hepatitis, para la fabricación de la vacuna preventiva que confiere inmunidad frente a este patógeno viral.

Las bacterias además han servido por años como herramientas para el desarrollo del conocimiento científico. Numerosas investigaciones realizadas en bacterias han permitido la comprensión de una gran cantidad de mecanismos metabólicos y genéticos. En este

sentido, la bacteria *Escherichia coli*, que habitualmente vive en la capa mucosa del intestino grueso, es un modelo de estudio que ha permitido conocer y comprender los procesos bioquímicos de diversas rutas metabólicas.

Las bacterias son microorganismos unicelulares simples que presentan membrana citoplasmática (rodeada por pared celular), citoplasma, ribosomas y un genoma de ADN de doble hélice circular (Figura 1). Este ADN circular se encuentra libre nadando en el citoplasma bacteriano sin que exista una estructura que represente a un núcleo, como ocurre en las células eucariotas. Los ribosomas de las bacterias, aun siendo más pequeños y sencillos, comparten muchas de las características con los ribosomas de las células eucariotas. En cuanto a diferencias, la subunidad ribosómica pequeña de las bacterias tiene un coeficiente de ultra-centrifugación de 30 Svedberg (S) y la subunidad grande 50 S, mientras que en los ribosomas eucariotas la subunidad pequeña tiene 40 S y la grande 60 S (Woolverton *et al.*, 2008; Ryan y Ray, 2017).

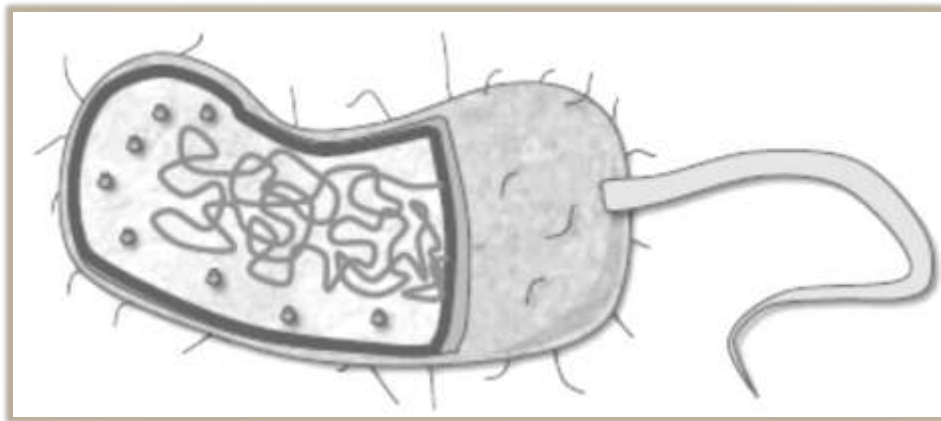


Figura 1. Representación esquemática de una célula bacteriana típica. Debe destacarse que algunos de los elementos representados aquí, como el flagelo que sirve de locomoción, no están presentes en todos los tipos de bacterias. (Elaborado por J. A. Mendoza).

CLASIFICACIÓN DE LAS BACTERIAS DE ACUERDO CON SU MORFOLOGÍA Y FORMAS DE AGRUPACIÓN CELULAR

Las bacterias se dividen por un simple proceso de fisión binaria. Este proceso condiciona la forma en que las bacterias pueden agruparse. Es así como existen cocos, que forman pares llamados diplococos; cocos o bacilos que forman cadenas en serie llamados estreptococos o estreptobacilos, respectivamente; y bacterias que forman estructuras en forma de racimo como las sarcinas y los estafilococos (Cabeen y Jacobs-Wagner, 2005) (ver Figura 2).

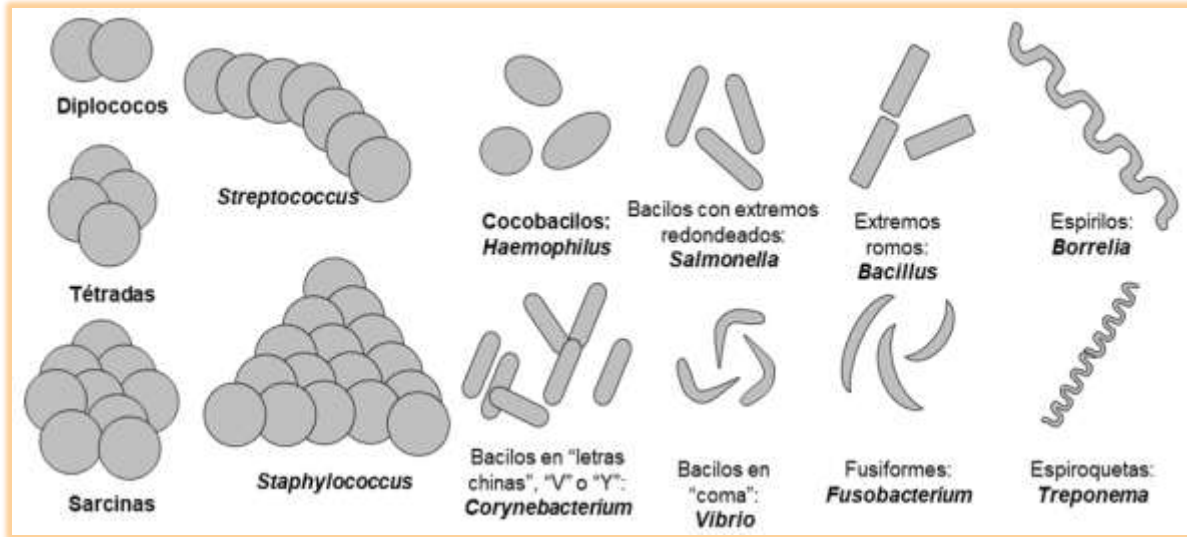


Figura 2. Morfología y formas de agrupación de las bacterias. Fuente: modificado de Cabeen y Jacobs-Wagner, 2005.

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y ESTRUCTURALES DE LAS EUBACTERIAS

Pared Celular

Acorde con las características de la pared celular, y gracias a la técnica de coloración ideada por el investigador danés Hans Christian Gram hacia finales del siglo XIX, las bacterias pueden clasificarse en Gram positivas (si poseen membrana citoplasmática rodeada por una gruesa capa de peptidoglicano) o en Gram negativas (si tienen la membrana citoplasmática rodeada por una delgada capa de peptidoglicano y más superficialmente, otra membrana externa). Ahora bien, esta estructura diferencial en la pared de Gram positivas y Gram negativas condiciona además la morfología de la célula bacteriana en formas esféricas o cocos, formas alargadas o bastones (bacilos) y otras **formas sucedáneas como bacterias en forma de coma o de letra “C” (vibriones), bacterias helicoidales y hasta en forma de espiral (espirilos y espiroquetas)** (Cabeen y Jacobs-Wagner, 2005; Rinke *et al*, 2013; Ryan y Ray, 2017).

La pared celular es una estructura compleja conformada por proteínas, lípidos y peptidoglicano o peptidoglucano (también llamado mureína o mucopéptido). Su función consiste en el mantenimiento de la morfología bacteriana, clave para la estructura, replicación y supervivencia de la bacteria. Además, es asiento de procesos de digestión enzimática, susceptibilidad a antibióticos, antigenicidad y toxicidad.

El peptidoglicano constituye el principal componente de las paredes bacterianas. Está conformado por moléculas entrelazadas de N-acetil glucosamina y ácido N-acetil

murámico, que a su vez se enlaza con oligopéptidos repetidos de cuatro aminoácidos (tetrapéptidos) que se encuentran alternadamente unidos a cinco moléculas del aminoácido glicina (pentaglicina). De esta manera, el peptidoglicano forma una estructura continua en forma de malla, llamada sáculo, la cual es esencial para la viabilidad y determinación de la forma bacteriana, permitiendo la dinámica estructural para el crecimiento y la división celular por fisión binaria; el crecimiento de la pared se realiza mediante la síntesis de nuevo peptidoglicano en el proceso de división de la bacteria. En bacterias Gram negativas, se caracteriza por formar una sola y delgada capa de 3 a 6 nm de espesor, ubicada entre la membrana citoplasmática de las bacterias y una membrana externa adicional, en el llamado espacio periplásmico, mientras que en las Gram positivas el peptidoglicano de varias capas, tiene un espesor de 10 a 20 nm (Koch, 2003; Woolverton *et al.*, 2008).

Otros componentes esenciales de la pared celular son el ácido teicoico y lipoteicoico, especialmente en las bacterias Gram positivas. Estos polímeros unidos al peptidoglicano, son fundamentales para la viabilidad celular, proveen homeostasis iónica, permiten la adhesión celular y constituyen elementos esenciales para la evasión inmunitaria. Además, son elementos claves para la resistencia bacteriana a los agentes anti-bacterianos y son el eslabón de anclaje de bacteriófagos (Woolverton *et al.*, 2008).

En el caso de las bacterias Gram negativas, existe una membrana externa que rodea la delgada capa de peptidoglicano de la pared celular, formada por una bicapa lipídica con algunas características particulares; a saber, en la cara externa de esa bicapa lipídica, existen cadenas asociadas de un compuesto llamado lipopolisacárido (LPS) que está conformado por 3 elementos fundamentales: lípido A, región central y el antígeno O. El lípido A es un componente hidrófobo que le confiere potente bioactividad de endotoxina al LPS, no necesario para la supervivencia de la bacteria, pero sí fundamental para su virulencia. La región central, llamada también *core*, con limitada variedad estructural, posee oligosacáridos en su núcleo externo (glucosa, galactosa, N-acetil galactosamina y N-acetil glucosamina) y azúcares más inusuales en su núcleo interno (particularmente, Kdo y heptosa). En cuanto a la cadena polisacarídica o también denominada antígeno O, difiere entre especies y cepas de bacterias Gram negativas por la composición de la secuencia de monosacáridos y sus enlaces químicos. Puede estar compuesta por 50 a 100 unidades de monosacáridos. Por ser el elemento más expuesto de la molécula de LPS, suele ser el blanco de la respuesta inmunitaria del hospedero y sirve de base para la clasificación serológica de muchas bacterias Gram negativas (Koch, 2003; Woolverton *et al.*, 2008; Ryan y Ray, 2017).

Otras Estructuras Bacterianas

Flagelos: son apéndices filamentosos y helicoidales que permiten la locomoción de las bacterias que los poseen. Mediante métodos de serología, el flagelo se ha catalogado como antígeno H (ver Figura 1). Es importante señalar que los flagelos tienen un rol

fundamental en los mecanismos de quimiotaxis y adhesión celular. Están compuestos de subunidades proteicas repetidas, la flagelina, y adicionalmente participan en la formación de biopelículas y en el transporte transmembrana de ciertas proteínas (Branda *et al.*, 2005).

Fimbrias o *pili*: Son estructuras filamentosas en la superficie celular de la bacteria, de distribución peritricosa y de carácter no flagelar; también se conocen como adhesinas fimbriadas, lectinas, evasinas y agresinas. Los pili están formados por varias proteínas llamadas pilinas cuyo peso molecular oscila entre 15 y 25 KDa. Las fimbrias constituyen un factor de virulencia muy común en las infecciones del tracto urinario por bacilos Gram negativos, como la bacteria *Escherichia coli* (Roberts *et al.*, 1994; Lillington *et al.*, 2014).

Esporas (bacterias esporuladas): Son estructuras especializadas de la membrana y pared bacteriana que se forman con el fin de proteger el genoma bacteriano de las condiciones ambientales hostiles. Suelen observarse casi exclusivamente en bacilos Gram positivos de los géneros *Bacillus* y *Clostridium*. Constituyen un estado de latencia (estructura deshidratada) y contienen una copia completa del cromosoma bacteriano. Son resistentes a altas temperaturas, baja humedad, radiaciones y agentes químicos. Las esporas pueden ofrecer protección durante mucho tiempo, incluso años, y permiten la viabilidad de la bacteria hasta que las condiciones del medio permitan el regreso a su estado vegetativo (Cabeen y Jacobs-Wagner, 2005; Ryan y Ray, 2017).

Cápsula: es una capa laxa de proteínas y sobre todo polisacáridos que algunas bacterias son capaces de sintetizar y excretar a su alrededor para su supervivencia. La cápsula, de características mucopolisacáridas, constituye una barrera frente a moléculas tóxicas, facilitan la adherencia bacteriana, es antifagocítica y poco antigénica y constituye un factor de virulencia significativo, ya que protege al microorganismo de la acción del complemento, evitando la formación de la C3 convertasa, de C5a y del llamado complejo de ataque a la membrana (Daffé y Etienne, 1999; Ryan y Ray, 2017).

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS Y METABÓLICAS DE LAS EUBACTERIAS

Las bacterias están compuestas fundamentalmente por agua (varía entre un 75 al 85% del total de los componentes bacterianos, en forma libre o asociada a otras moléculas). Adicionalmente, contiene iones inorgánicos representados por azufre, magnesio, potasio, calcio, hierro, cloro, molibdeno, manganeso, cobre y zinc, entre otros (2-14% del peso seco de la bacteria). De los compuestos orgánicos que constituyen parte esencial, estructural y funcionalmente de las bacterias, están las proteínas, como proteínas simples o como asociadas en forma de nucleoproteínas, glicoproteínas, lipoproteínas y enzimas. Los carbohidratos forman polisacáridos, ligados a lípidos y a proteínas; se encuentran fundamentalmente en la pared celular, condicionando la especificidad de algunos antígenos bacterianos, lo que permite la tipificación serológica dentro de las especies (antígeno O de las bacterias Gram negativas) (Koch, 2003). Los lípidos por su parte, se

componen de ácidos grasos libres (ácido palmítico, esteárico, butírico y caproico, entre otros) y fosfolípidos de membrana celular. Algunas bacterias ácido-alcohol resistentes, como *Mycobacterium tuberculosis*, contienen lípidos específicos de membrana y pared celular como los ácidos micólicos, lipidoarabinomananos y ceramidas que les confieren gran resistencia (Daffé y Etienne, 1999). Finalmente, las bacterias contienen ácidos nucleicos (ADN) en su cromosoma, plásmidos, y ribosomas (ARN). Hoy en día, la clasificación de bacterias se basa también en el contenido y variedad de nucleótidos secuenciados en el ADN cromosómico bacteriano (Shiba *et al.*, 2000; Koch, 2003; Yeo y Chater, 2005).

Metabolismo Autotrófico versus Heterotrófico

Muchas bacterias, en particular aquellas que habitan el medio ambiente terrestre, tienen la capacidad de generar energía a partir de CO₂ como fuente principal de carbono, el cual es transformado, ya sea por la absorción de luz (fotolitotrofia), o junto con la oxidación de moléculas inorgánicas (quimiolitotrofia). Estas bacterias tienen un metabolismo autotrófico. De hecho, existen bacterias capaces de ser fotolitótroficas porque generan energía a partir de la fotosíntesis, lo cual las asemeja al fitoplancton y a algas con capacidad de fotosíntesis. Otras bacterias autótrofas, son quimiolitótroficas en virtud de su capacidad para oxidar compuestos inorgánicos reducidos como el NH₄⁺, que resulta oxidado a NO₂⁻ y luego a NO₃⁻ (nitrificación) (Yeo y Chater, 2005; Ryan y Ray, 2017).

Las bacterias que establecen relación con otros seres vivos, son fundamentalmente heterotróficas; es decir, utilizan la materia orgánica disuelta en solución como principal fuente de carbono, para lo cual se distinguen dos procesos metabólicos destinados a la obtención de energía: 1) la respiración u oxidación exoenergética de sustratos carbonados, en la que participa una cadena de citocromos que transportan electrones hasta un compuesto oxidante exterior o último aceptor de los electrones, que es el oxígeno en el caso de la respiración aeróbica, u otro compuesto distinto del oxígeno, en la respiración anaeróbica y, 2) la fermentación, en cuyo caso, la regeneración del poder oxidante se efectúa por una fase de reducción del sustrato carbonado sin que haya intervención de un aceptor final exógeno de electrones. Las bacterias que se relacionan con el proceso de salud-enfermedad, son heterótroficas por cuanto la fuente de carbono para su metabolismo procede de la materia orgánica e igualmente su poder de biosíntesis se basa precisamente en la fabricación de compuestos orgánicos a partir de otras sustancias orgánicas (Drake *et al.*, 1997; Yeo y Chater, 2005; Ryan y Ray, 2017).

Condiciones para la Multiplicación Bacteriana

Las bacterias requieren de una serie de factores para efectuar su crecimiento tanto individual como poblacional. Estos factores que rodean e influyen la multiplicación bacteriana son la disponibilidad de nutrientes y sustancias orgánicas y otros factores como

presencia de factores de crecimiento, presión osmótica, luz, temperatura, pH, humedad ambiental, presencia o ausencia de oxígeno, potencial de óxido-reducción y presencia de dióxido de carbono (CO₂).

Por otro lado, la gran mayoría de las bacterias patógenas son, por ejemplo, microorganismos auxotróficos o bacterias que requieren de uno o de varios factores de crecimiento como vitaminas, aminoácidos o extractos orgánicos (levaduras) para su desarrollo. De igual manera, crecen en condiciones de pH neutro (son bacterias neutrófilas), a diferencia de otras bacterias que se desarrollan mejor en pH ácido (bacterias acidófilas) o alcalino (alcalófilas o basófilas). En cuanto a los requerimientos de temperatura, las bacterias patógenas son denominadas mesófilas, pues se desarrollan de manera óptima en temperaturas que oscilan los 20 a 45°C, en tanto que otras bacterias prefieren temperaturas extremas bajas (bacterias psicrófilas o criófilas) o muy elevadas (bacterias termófilas) (Drake *et al.*, 1997; Yeo y Chater, 2005; Ryan y Ray 2017).

División Celular y Curva de Crecimiento Bacteriano

Las bacterias se multiplican por un proceso denominado fisión binaria. Es un modo asexual de reproducción en el cual una célula bacteriana duplica su ADN cromosómico, para luego dividirse en dos células descendientes, de igual tamaño y con características similares a su progenitora. Para que las bacterias puedan alcanzar el momento ideal que permita iniciar este proceso de multiplicación celular, todas las condiciones y factores deben estar presentes en su medio, lo cual se produce luego de un corto periodo de adaptación llamado fase de latencia (ver Figura 3). Una vez que se desencadena la multiplicación celular por fisión binaria, una célula dará origen a dos nuevas células y estas dos, a cuatro y así sucesivamente, generando un crecimiento exponencial, hasta que se alcance un nivel de equilibrio entre el número de nuevas bacterias y la cantidad de nutrientes disponibles en el medio, denominada fase estacionaria, luego de lo cual finalmente se produce el envejecimiento de las células y se genera escasez de factores nutricionales con la consecuente muerte celular y la disminución del número de miembros de la población bacteriana o fase de declinación o muerte (ver Figura 3). Es importante identificar estas cuatro fases de la curva de desarrollo bacteriano, por cuanto el mantenimiento de bacterias en el laboratorio, así como su manipulación para el desarrollo de experimentos que exploren la bioquímica o la biología molecular de estos microorganismos, así como en el diseño de compuestos anti-bacterianos que puedan actuar en cada una de estas cuatro fases, dependen de su conocimiento (Drake *et al.*, 1997; Prats *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

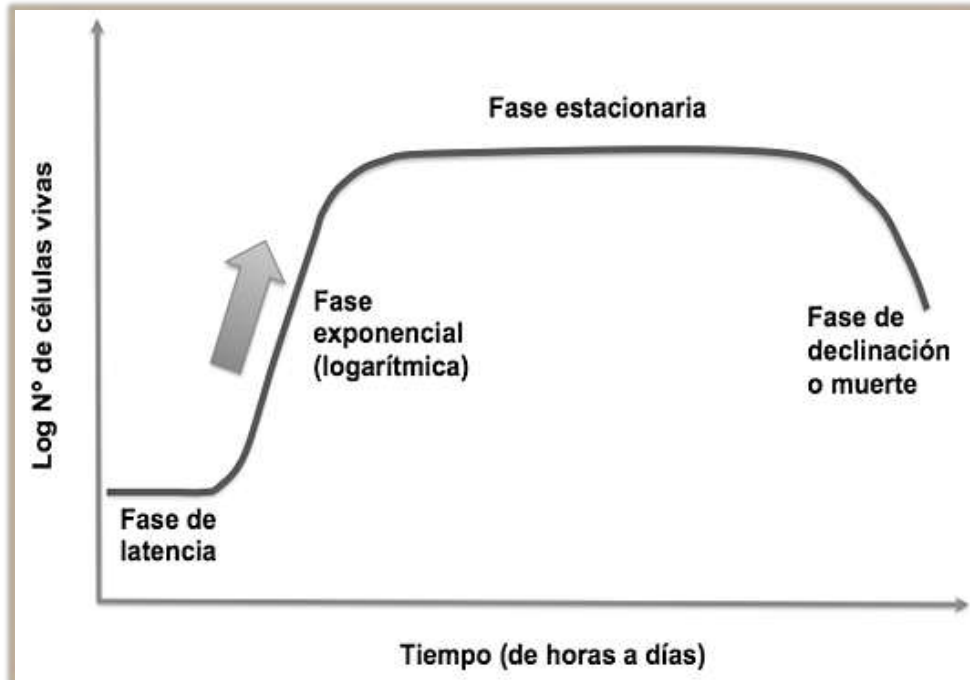


Figura 3. Fases de la curva de crecimiento poblacional bacteriano. Elaborado por J. A. Mendoza.

El ADN Bacteriano

La estructura bioquímica de los ácidos nucleicos bacterianos es similar a la que posee cualquier otra célula. Se trata de macromoléculas conformadas por repeticiones de nucleótidos unidos en forma covalente por medio de enlaces fosfodiéster entre los carbonos ubicados en las posiciones 3' y 5' de dos pentosas adyacentes (ribosa o desoxirribosa, si se trata de ARN o ADN, respectivamente) (ver Figura 4). Es importante señalar que los factores de virulencia que las bacterias logran desplegar durante la colonización de un ambiente en particular, así como la capacidad de resistencia frente a compuestos anti-bacterianos, están codificados en sus genes. De igual forma, las modificaciones que estos genes puedan sufrir, pudieran condicionar un significado fenotípico importante para la bacteria, que le confiera cambios adaptativos de mayor supervivencia o incluso, de mayor patogenicidad, si es el caso. Además, las bacterias pueden intercambiar y adquirir información genética adicional por procesos biológicos bien reconocidos, como la transformación, conjugación o transducción, en los que el ADN plasmídico o viral puede aportar características genotípicas y fenotípicas nuevas para una especie bacteriana (Hinnebusch y Tilly, 1993; Brüssow *et al.*, 2004; Nakabachi *et al.*, 2006).

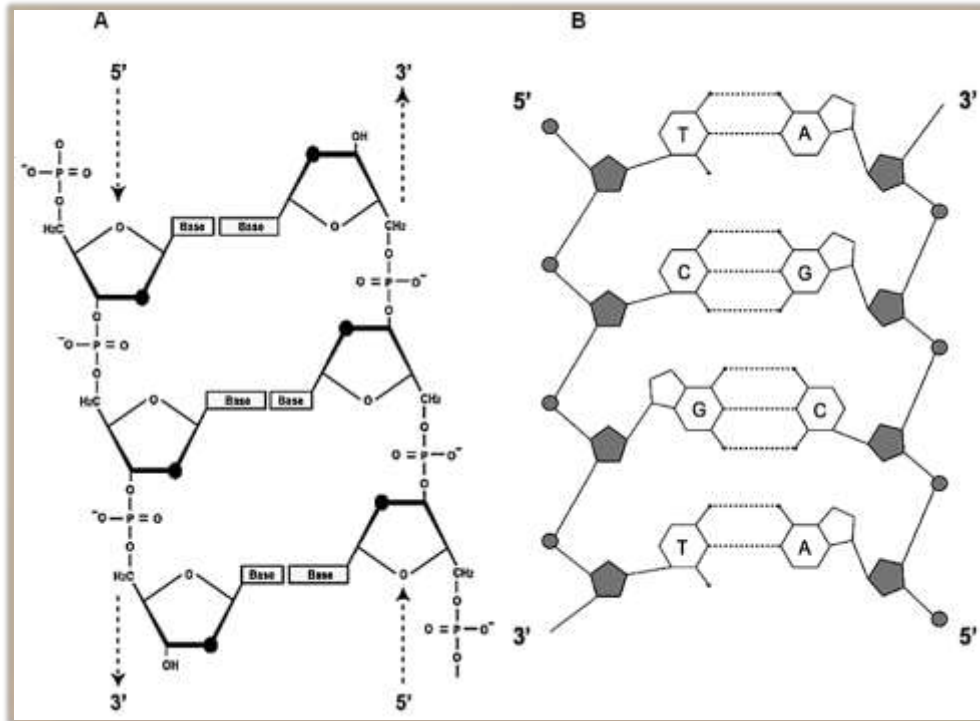


Figura 4. Las dos cadenas complementarias de ADN se asocian en forma anti paralela. **A.** Cada cadena simple de ADN está formada por nucleótidos enlazados entre sí, porque el grupo 3'-OH forma un enlace covalente tipo fosfodiéster con el grupo fosfato ubicado en posición 5' en la desoxirribosa del siguiente nucleótido. **B.** La doble cadena de ADN es complementaria y anti paralela (nótese la cantidad de puentes de hidrógeno que se establecen entre las diferentes bases nitrogenadas púricas y pirimídicas). Elaborado por J. A. Mendoza.

Por otra parte, los mecanismos de regulación y de control de la expresión genética de las bacterias es mucho más simple que en las células eucariotas. De hecho, el ADN bacteriano no contiene intrones, ya que la edición del ARN mensajero es muy diferente al de las células eucariotas y que las modificaciones postranscripcionales primero, y postraduccionales después, no incluyen los procesos que normalmente se llevan a cabo en el núcleo, en el retículo endoplásmico o en el aparato de Golgi, respectivamente, de los organismos eucariotas (Brüssow *et al.*, 2004; Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

El ADN de las bacterias tiene como función mantener y conservar la información genética y dirigir el funcionamiento de todo el metabolismo bacteriano. Está principalmente representado por un solo cromosoma de ADN bicatenario y circular cerrado, por enlace covalente. En particular, la mayoría de las bacterias patógenas contiene un cromosoma de aproximadamente 2,2 a 4,6 megabases (Mb) (lo que equivaldría a 2,2 a 4,6 millones de pares de bases o, en otras palabras, de 2.200 a 4.600

kilobases [Kb]) y usualmente, cada uno de los genes que codifican para proteínas, están representados en una sola copia (Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

Las bacterias no contienen histonas asociadas a su ADN y, por tanto, no tienen la capacidad de compactar su ADN, como ocurre en las células eucariotas. En consecuencia, lo hacen adoptando una estructura terciaria denominada ADN superenrollado, que implica el enrollamiento de la doble hélice sobre su propio eje.

Muchas especies de bacterias poseen además ADN extracromosómico, también circular y cerrado, pero más pequeño (1,5 - 400 Kb), denominado ADN plasmídico. Los plásmidos contienen información genética para muchas funciones que no son necesariamente esenciales para las bacterias en condiciones normales de crecimiento (Brüssow *et al.*, 2004; Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

Genes Transponibles o “Saltarines” en las Bacterias

Existen segmentos de ADN capaces de moverse dentro del genoma, o desde el ADN cromosómico a un plásmido y viceversa, llamados elementos transponibles, los cuales pueden clasificarse en dos tipos: las secuencias de inserción (elementos IS) y los transposones (Tn). Los IS transportan información genética para su propia transferencia y generalmente son segmentos cortos de ADN flanqueados por secuencias palindrómicas. Los Tn, además de las secuencias de inserción, transportan información genética relativa a la resistencia a antibióticos. La inserción de secuencias transponibles puede generar diversos efectos sobre la expresión de la información genética como, por ejemplo, frenar la capacidad funcional de un gen o, por el contrario, activar su expresión (Feschotte y Pritham, 2007).

Las Enzimas de la Replicación del ADN Bacteriano

Uno de los principales protagonistas en la replicación del ADN bacteriano es la enzima ADN polimerasa (ADN pol). Existen tres tipos de ADN pol en las bacterias: ADN pol I, ADN pol II y ADN pol III. Se conoce que la ADN pol III es la enzima encargada de la síntesis de nuevo ADN; mientras que los ADN pol I y II actúan como enzimas de reparación del ADN bacteriano. El ADN pol III tiene la tarea de añadir desoxiribonucleótidos complementarios a la cadena de ADN que sirve de molde, uno por **uno, al grupo 3'-OH** de la cadena de ADN que se encuentra en crecimiento o elongación (ver Figura 4). La adición de los nucleótidos requiere energía que es aportada por los enlaces de los grupos fosfatos unidos a cada nucleótido trifosfato. En el momento en el que el enlace entre los fosfatos se rompe y se desprende un grupo difosfato, la energía liberada sirve para la formación de un enlace covalente tipo fosfodiéster entre el **nucleótido que “entra” y el grupo 3'-OH** libre en la cadena de ADN que se encuentra en plena elongación (ver Figura 4) (Doolittle, 2005; Ryan y Ray, 2017).

Iniciación de la Replicación del ADN Bacteriano

La iniciación del proceso de replicación bacteriana tiene lugar en un segmento genético específico llamado origen de replicación, donde varias proteínas se unen al ADN para iniciarlo. Este proceso ha sido bien estudiado en la bacteria *Escherichia coli*, la cual tiene un único origen de la replicación (como la mayoría de las bacterias), llamado *oriC*. El origen de la replicación se extiende en unos 245 nucleótidos y las bases nitrogenadas que lo conforman suelen ser ricas en adenina y timina (AT) (Ryan y Ray, 2017).

El complejo de proteínas que se unen a *oriC* es crucial para permitir que el ADN bacteriano se desenrolle, separe su doble cadena y se sinteticen nuevas cadenas del ácido nucleico. El ADN cromosómico de las células eucariotas y de las arqueas se encuentra muy empaquetado y superenrollado por estar estrechamente asociado a histonas. En el caso del ADN bacteriano, existe asociación a nucleoproteínas distintas a las histonas y, aunque en menor grado, también se encuentra superenrollado. Esta disposición de ADN empaquetado y superenrollado le brinda protección frente a enzimas nucleasas y lo hace inaccesible para la lectura de su código genético (Brüssow *et al.*, 2004; Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017). Sin embargo, existen enzimas llamadas topoisomerasas que se encargan de desenrollarlo. De hecho, para que se inicie el proceso de replicación, la topoisomerasa II, también llamada ADN girasa, se encarga de convertir temporalmente al ADN en una estructura desenrollada o relajada. Luego, la enzima helicasa rompe los puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas de los nucleótidos de cada lado y así separa las dos cadenas de ADN. En la medida en que las dos cadenas de ADN se separan, se forman dos estructuras en forma de letra Y, llamadas horquillas de replicación, permitiendo la replicación en ambos lados y en ambos sentidos y originando una especie de burbuja de replicación o replisoma. El ADN separado, cercano a cada horquilla de replicación, se cubre de proteínas de unión al ADN que previenen su rehibridación. De esta manera, si el ADN de *oriC* está ya preparado para la replicación, ésta se iniciará con la participación de las polimerasas. Sin embargo, la ADN pol III sólo es capaz de agregar **nucleótidos en el sentido 5' - 3' (y en teoría, sólo pudiera sintetizarse nuevo ADN en este sentido)**. Esto ocurre porque la ADN pol III requiere la presencia de un grupo 3'-OH que esté libre, disponible para añadir nucleótidos formando un enlace covalente tipo **fosfodiéster entre el grupo 3'-OH y el grupo fosfato ubicado en posición 5' en la pentosa** del siguiente nucleótido (ver Figura 4). Esto quiere decir también, que la ADN pol III **no podrá agregar nucleótidos si el grupo 3'-OH no está disponible**, que es precisamente el caso en una cadena sencilla e ininterrumpida de ADN. Este detalle o inconveniente se solventa con la ayuda de una secuencia de ARN que se hibrida al ADN separado y que **proporciona un grupo 3'-OH terminal** que permite el arranque de la función de la ADN pol III. En vista de que esta pequeña secuencia de ARN impulsa el inicio de la síntesis de nuevo ADN, recibe el nombre de iniciador o cebador (en inglés, *primer*). El cebador contiene unos 10 nucleótidos y es obviamente complementario al ADN que sirve de molde o de

patrón para la síntesis del nuevo ADN. Este ARN cebador es sintetizado por una enzima llamada ARN primasa (que es ARN polimerasa). Esta ARN primasa no requiere de un **grupo 3'-OH** libre para sintetizar el oligonucleótido de ARN, a diferencia de lo que ocurre con el ADN pol III. Una vez que el cebador de ARN provee **el grupo 3'-OH** libre, el ADN pol III puede entonces alongar el nuevo ADN, añadiendo nucleótidos uno a uno, hasta completar su tarea (Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

Extensión del Nuevo ADN Bacteriano

La enzima ADN pol III es muy eficiente. Tiene la capacidad de adicionar nucleótidos con una tasa máxima aproximada de 1.000 nucleótidos por segundo. Tal y como ya se comentó anteriormente, el ADN pol III solo tiene actividad enzimática para extender la **cadena de ADN en sentido 5' a 3', lo cual plantea un problema para la síntesis de ADN en las horquillas de replicación**. Ya se comentó también, que las dos bandas de ADN son **anti paralelas; que una de las bandas de ADN tiene orientación en sentido 5' a 3', mientras que la otra la tiene en sentido 3' a 5' (ver Figura 4)**. Durante la replicación del ADN, una de las **nuevas cadenas de ADN, la que resultaría complementaria a la cadena 3' - 5' del ADN molde**, se sintetiza continuamente en dirección de la horquilla de replicación en vista de que el ADN pol III opera normalmente en ese sentido. Este ADN neo sintetizado, se denomina cadena líder. La otra cadena, la que es complementaria al ADN molde dispuesto **en sentido 5' - 3', crecería en sentido opuesto a la horquilla de replicación, de tal forma** que el ADN pol III debe moverse cada vez como si diera marcha en reversa hacia la horquilla agregando nucleótidos a partir de varios cebadores de ARN que deben incorporarse por vez en sentido contrario a la horquilla de replicación. Así se hace hasta que cada segmento corto de ADN en proceso de síntesis colisiona con el anterior. Estos segmentos repetidos en los que paso a paso se van incorporando en forma de secuencias cortas de ADN recién sintetizadas, se llaman fragmentos de Okazaki, cada uno de los cuales está separado por un cebador de ARN. Los fragmentos de Okazaki se llaman así en honor a la pareja de investigadores Reiji y Tsuneko Okazaki, quienes descubrieron este proceso en 1966. La cadena de ADN que contiene los fragmentos de Okazaki alternados con los cebadores de ARN se llama cadena rezagada, y su síntesis se dice que es discontinua (Sakabe y Okazaki, 1966; Doolittle, 2005; Ryan y Ray, 2017).

La cadena de ADN líder puede alongarse entonces a partir de un solo cebador de ARN, mientras que la cadena rezagada, requiere un nuevo cebador que lidere a los cortos fragmentos de Okazaki. Existe una proteína que se anexa al complejo de enzimas de la replicación, cuya función esencial es la de sujetar al ADN pol III para que se mantenga en posición y pueda seguir agregando nucleótidos al ADN en crecimiento (la proteína ***Sliding Clamp*** o abrazadera deslizante). Esta proteína tiene forma de anillo, lo cual le permite unirse al ADN, deslizarse sobre él y sostener a la polimerasa en posición (Doolittle, 2005). Las topoisomerasas, además de desenrollar las cadenas de ADN, también previenen el superenrollamiento que pudiera ocurrir inmediatamente durante la síntesis del nuevo

ADN en la burbuja de replicación. En la medida en que la replicación prosigue, los cebadores de ARN son sustituidos por ADN, acción que cataliza la enzima ADN pol I con la ayuda de la enzima ADN ligasa (Nakabachi *et al.*, 2006; Ryan y Ray, 2017).

Fin de la Replicación del ADN Bacteriano

El proceso de culminación de la replicación del ADN debe llevarse a cabo, toda vez que la enzima ADN pol III haya concluido su actividad y la doble cadena de ADN bacteriano se haya duplicado. A pesar de que los procesos de iniciación y extensión son bien conocidos en la actualidad, es menos conocido cómo se realiza este último paso de terminación. En todo caso, al finalizar la replicación de ADN bacteriano las dos dobles cadenas de ADN circular permanecen imbricadas y deben separarse a través de un proceso catalizado por la enzima topoisomerasa IV. Las enzimas topoisomerasa IV y girasa de las bacterias son muy diferentes a sus contrapartes en las células eucariotas (Brüssow *et al.*, 2004; Ryan y Ray, 2017). Es por ello que estas enzimas son el blanco de acción de drogas antimicrobianas de la clase de las quinolonas (ácido nalidíxico, ciprofloxacina, levofloxacina, moxifloxacina, entre otras).

FLORA HABITUAL O MICROBIOTA EN LOS SERES HUMANOS

Microbiota, microflora, flora habitual o flora microbiana son sinónimos que se refieren a la inmensa población de microorganismos asociados normalmente con un tejido, estructura o ambiente particular.

El cuerpo humano y de los demás mamíferos y otros grupos animales albergan normalmente una gran cantidad de bacterias, aunque su localización por órganos y sistemas en individuos no infectados ni enfermos, se restringe a la piel, las mucosas de la cavidad oral, fosas nasales, vagina y de manera muy importante, toda la mucosa intestinal hasta el recto. El resto de los tejidos internos suelen ser absolutamente estériles (Costello *et al.*, 2009; Human Microbiome Project C, 2012; Ma *et al.*, 2012; Schommer y Gallo, 2013; Wade, 2013).

La colonización inicial por bacterias de la flora habitual ocurre durante el nacimiento, mediante el paso del feto por el canal de parto. Un recién nacido es colonizado por bacterias como *Streptococcus*, *Staphylococcus* y *Lactobacillus* que se adquieren generalmente de la madre, al cabo de 8 a 12 horas después del nacimiento. La colonización del intestino varía según el tipo de alimentación que recibe el recién nacido: bacterias coliformes (familia Enterobacteriaceae), *Lactobacillus*, *Streptococcus* (entéricos), *Staphylococcus* y *Bifidobacterium*. La piel, el tracto gastro-intestinal, el aparato respiratorio por encima de la laringe y el tracto urinario distal, continúan siendo colonizados por el contacto con familiares, personal del hospital, el medio ambiente y la ingestión de alimentos, en el caso de los humanos. La flora microbiana se encuentra en un estado continuo de cambio, determinado por diversos factores como la edad, la dieta, el

estado hormonal, las condiciones sanitarias y de higiene. Hoy en día se reconoce como un problema de salud pública mundial, el uso y abuso de antibióticos, tema que compromete la composición y calidad de la flora habitual bacteriana de las personas y animales bajo custodia de los humanos (Costello *et al.*, 2009; Human Microbiome Project C, 2012; Schommer y Gallo, 2013).

Debe destacarse que las bacterias de la flora habitual desempeñan varios papeles en la fisiología normal de los individuos, vinculadas con la preservación de la salud, aun cuando pueden producirse infecciones si los microorganismos son introducidos a localizaciones extrañas de los organismos en gran cantidad y/o si existen factores predisponentes en los individuos (estado de inmunosupresión). Las bacterias intestinales intervienen en la síntesis de vitaminas B y K, la conversión de pigmentos, ácidos biliares y en el antagonismo frente a gérmenes patógenos en ese hábitat. Participan en el proceso de digestión y absorción de diversos nutrientes ya que aportan actividad de numerosas enzimas para la digestión y absorción de nutrientes. Las bacterias de esta flora previenen **la colonización por parte de otras bacterias a través de la “interferencia bacteriana”,** que es una competencia por receptores y producción de bacteriocinas, con producción de ácidos grasos volátiles y otros metabolitos que evitan el establecimiento de microorganismos patógenos. Además, estimulan continuamente el sistema inmunitario para mantener niveles bajos, pero constantes, de la expresión de moléculas del Complejo Principal de Histocompatibilidad de clase II (MHC-II/DR) en macrófagos y otras células presentadoras de antígenos de la piel y mucosas. Finalmente, las bacterias de la flora habitual estimulan la secreción de factores inmunitarios de protección cruzada, los denominados anticuerpos naturales y otros factores, como las defensinas (Human Microbiome Project C, 2012; Ma *et al.*, 2012).

Bajo ciertas circunstancias, sin embargo, algunas bacterias oportunistas son capaces de colonizar o invadir los organismos animales, aprovechando heridas o espacios de continuidad en una o en varias de las llamadas barreras naturales del cuerpo, esto es la integridad física de la piel y las mucosas, el sudor, las lágrimas, la saliva, los ácidos grasos, la lisozima y la lactoferrina, entre otros. Adicionalmente, existen bacterias patógenas que han desarrollado la capacidad de contar con mecanismos para sobrepasar estas barreras naturales y establecerse en tejidos profundos donde pueden proliferar y conducir a lo que se conoce como infección y enfermedad infecciosa.

COLONIZACIÓN E INVASIÓN BACTERIANA

Existe una gran diversidad de mecanismos por medio de los cuales las bacterias patógenas son capaces de colonizar e invadir los diferentes órganos de los cuerpos humanos y animales. Los procesos de adherencia y proliferación sobre las superficies de algunos órganos son fundamentales para el establecimiento de una infección, a pesar del abanico de mecanismos de defensa antibacteriana de que disponen los cuerpos de los organismos.

Las mucosas respiratoria, digestiva y urogenital representan, en el caso de los humanos, un área de superficie de aproximadamente 300 a 400 metros cuadrados, que es una superficie 200 veces mayor a la de la piel, por ejemplo, y constituyen los principales sitios de encuentro con las bacterias. Estas superficies mucosas están compuestas por tres capas, a saber: el epitelio mucoso propiamente dicho, una capa de tejido conectivo laxo llamada lámina propia y una capa delgada de músculo liso. Estas superficies mucosas constituyen las barreras de primera línea de defensa frente a los microorganismos patógenos o potencialmente patógenos. A pesar de los diferentes mecanismos de defensa que se ponen en marcha en estos sitios de barrera, las bacterias patógenas han evolucionado para desarrollar diversas estrategias moleculares que les permiten adherirse a estos epitelios y así proliferar en sus superficies.

Epitelios del Hospedero y sus Mecanismos de Defensa

Los epitelios de muchos órganos que están en contacto directo con el medio extracelular y de esa manera, con las bacterias ambientales, están cubiertos por una capa de moco que les confieren protección frente a potenciales invasores. La capa de moco intestinal, por ejemplo, juega un papel crucial limitando la invasión de bacterias comensales de la microflora o de bacterias patógenas que vienen con los alimentos (McGuckin *et al.*, 2011). Este moco está compuesto fundamentalmente por glicoproteínas llamadas mucinas, enzimas digestivas, péptidos antimicrobianos y por inmunoglobulinas. Las bacterias de la flora intestinal generalmente se encuentran en la parte más superior de las capas de moco, mientras que, en las capas más íntimas, donde la concentración de compuestos antimicrobianos es mayor, son espacios normalmente libres de bacterias (Johansson *et al.*, 2008). Las mucinas se producen y excretan generalmente en la luz intestinal por unas células especializadas de la mucosa intestinal llamadas células caliciformes. Su producción puede estar influenciada por la presencia de microorganismos o por productos del proceso inflamatorio (McGuckin *et al.*, 2011). El tenor de péptidos antimicrobianos, predominantemente secretados por las células de Paneth en las criptas intestinales (criptas de Lieberkühn) también se regula por la presencia de bacterias. De hecho, mientras que las α -defensinas se expresan constitutivamente en la mucosa intestinal, otros péptidos antimicrobianos como el REG3g (del inglés, *regenerating islet-derived protein 3g*) o las criptidinas, se producen en respuesta a la presencia de patrones

moleculares asociados a patógenos o PAMPs (del inglés, *pathogen-associated molecular patterns*) que activan a los receptores TLR (del inglés, *Toll-like receptors*) o a las proteínas tipo NOD (del inglés, *nucleotidebinding oligomerization domain-containing protein*) (Putsep *et al.*, 2000; Kobayashi *et al.*, 2005; Brandl *et al.*, 2007; Vaishnava *et al.*, 2008). Otra protagonista clave en el control de la presencia de bacterias en las superficies mucosas es la inmunoglobulina secretora de la clase IgA, producida por los linfocitos B de la lámina propia (Macpherson *et al.*, 2000; Suzuki *et al.*, 2004). Además de los mecanismos de control antibacteriano de la mucosa intestinal, el desprendimiento de moco también contribuye en la prevención de la adhesión bacteriana a la superficie epitelial, tal y como se evidencia en la mucosa gástrica colonizada por la bacteria patógena *Helicobacter pylori* (Linden *et al.*, 2009). Resulta muy interesante observar que algunas bacterias patógenas han desarrollado mecanismos que les permiten atravesar las capas de moco para llegar hasta la superficie de las células epiteliales, bien sea por la producción de proteasas que escinden las mucinas, o por medio de la locomoción que les brinda la presencia de flagelos, o por resistencia directa a los productos antimicrobianos (Guerry, 2007; Woolverton *et al.*, 2008; Celli *et al.*, 2009; Ryan y Ray, 2017).

La interacción entre las bacterias patógenas y la secreción mucosa por parte del hospedero, constituye un tema clave de estudio para comprender mejor el proceso de infección de las mucosas. Además del moco, otro actor importante en el control de la invasión por patógenos, es la propia presencia de la flora habitual, la cual es principalmente constituida por bacterias comensales que habitan las superficies mucosas. Como ya se mencionó anteriormente, esta microbiota juega un papel fundamental en la digestión de nutrientes, así como en el metabolismo del epitelio intestinal y en la proliferación de células en el intestino. Pero, además, juega un rol crucial en la resistencia frente a infecciones de origen alimentario por medio de la competencia directa con microorganismos patógenos (Stecher y Hardt, 2011). De hecho, las bacterias comensales intestinales producen metabolitos inhibitorios como el acetato o el butirato, además de bacteriocinas. Finalmente, las bacterias de la microbiota están involucradas en la regulación del sistema inmunitario del hospedero por vía de diversos mecanismos. Se ha demostrado, por ejemplo, que ratones de experimentación desprovistos de bacterias intestinales, carecen de un desarrollo adecuado de tejido linfático asociado a las mucosas o MALT (del inglés, *mucose associated lymphatic tissue*), en particular, de las placas de Peyer. También tienen alterada la composición de linfocitos T CD4+ y la producción de IgA en la lámina propia (Benveniste *et al.*, 1971; Shroff *et al.*, 1995). Algunos microorganismos patógenos entéricos son capaces de establecerse en el intestino e incluso atravesar las barreras que impone la mucosa, a pesar de la presencia de bacterias de la microbiota. De hecho, cuando los patógenos estimulan la respuesta inflamatoria, ésta también altera la composición de la flora habitual, permitiendo así que los invasores puedan competir por el espacio dejado por los comensales. La inflamación de la mucosa intestinal se caracteriza por un aumento en la cantidad de péptidos antimicrobianos, para los cuales los patógenos pueden ofrecer mayor resistencia que los comensales (Stecher y

Hardt, 2011). La inflamación de la mucosa también conduce a la producción de compuestos específicos que pueden ser usados por los patógenos para su desarrollo, como algunas proteínas glicosiladas o incluso el tetrionato (Stecher *et al.*, 2008; Winter *et al.*, 2010). Esta última molécula es utilizada por el patógeno intestinal de los múridos *Salmonella typhimurium*, quien lo aprovecha como último aceptor de electrones durante la respiración anaeróbica, ofreciendo la oportunidad para que este patógeno pueda crecer por sobre las bacterias comensales fermentadoras en un ambiente intestinal inflamado (Winter *et al.*, 2010; Woolverton *et al.*, 2008; Ryan y Ray, 2017). Además de la presencia de moco y de las bacterias de la microflora, la renovación de células epiteliales también es fundamental en el control de la colonización bacteriana. Las células epiteliales intestinales tienen una elevada tasa de recambio. De hecho, la generación de nuevas células se produce constantemente en las criptas intestinales de Lieberkühn (células madre). Estas células van migrando para establecerse en las vellosidades intestinales en aproximadamente una semana. La muerte de células epiteliales contribuye con los procesos de eliminación de bacterias invasoras y de reparación del intestino (Kim *et al.*, 2010).

Mecanismos de Adhesión Bacteriana a las Superficies Epiteliales

La adhesión de las bacterias a las superficies del hospedero es un paso crucial en los procesos de colonización. Las bacterias han desarrollado un sinnúmero de estrategias moleculares que les permiten adherirse a las células del hospedero. Existen estructuras especializadas en la superficie de la bacteria compuestas por proteínas polimerizadas con aspecto de pelo llamadas pili o fimbrias, cuya principal función es la de servir a la bacteria de puente de adhesión a las células del hospedero (Pizarro-Cerda y Cossart, 2006; Kline *et al.*, 2009). La base de estas estructuras, inicialmente descubiertas en las bacterias Gram negativas, se ancla en la membrana externa de estos microorganismos y la punta libre se adhiere usualmente a receptores celulares específicos. Por ejemplo, la bacteria *Escherichia coli* uropatógena (ECUP) despliega en su superficie pili asociados a pielonefritis (pili tipo P), siendo capaz de colonizar el tracto urinario y es agente causal frecuente de infecciones urinarias que pueden alcanzar los riñones. El extremo apical de estos pili contiene un factor de adhesión denominado PapG, que se une a los glicosfingolípidos del epitelio urinario renal (Roberts *et al.*, 1994). Algunas cepas de esta ECUP también poseen los denominados pili tipo I en su superficie, los cuales se unen específicamente a receptores D-manosilados de la vejiga urinaria (Lillington *et al.*, 2014). Los pili tipo IV son otro ejemplo de estructuras de adhesión expresados por diferentes especies de bacterias Gram negativas. Estos pili están compuestos por miles de repeticiones de una proteína (pilina mayor) sintetizada en el citoplasma bacteriano y luego exportada a través de la membrana interna hasta la membrana externa de las bacterias que la expresan. Estos pili pueden autoagregarse hasta formar un verdadero paquete o penacho de pili juntos (Melville y Craig, 2013). Estos pili tipo IV tienen la capacidad de permitirle movimientos rotatorios a la bacteria sobre la superficie del epitelio como

mecanismo adicional para la colonización. En el caso de *Neisseria meningitidis*, un coco Gram negativo que puede encontrarse colonizando la nasofaringe, pero que puede ocasionalmente tener acceso al torrente sanguíneo y generar sepsis y meningitis, los pili tipo IV juegan un papel crucial en la formación de microcolonias de la bacteria adherida a las células del epitelio vascular (Mattick, 2002; Melican y Dumenil, 2012). *N. meningitidis* se multiplica localmente en esos nichos vasculares y puede permanecer adherida merced de sus pili tipo IV. Sin embargo, en ciertos momentos, algunas de las bacterias pueden modificar la estructura de los pili (por medio de modificaciones postraduccionales en las pilinas), de tal forma que se altera la adherencia entre bacterias y entre bacterias y el epitelio endotelial, lo cual puede conducir al desprendimiento de las bacterias del nicho vascular para luego invadir otros órganos como las meninges y ocasionar enfermedad (Chamot-Rooke *et al.*, 2011). Adicionalmente a esto último, se han observado variaciones antigénicas en las subunidades de los pili tipo IV de la *Neisseria*, lo cual contribuye al escape de la respuesta inmunitaria del hospedero (Melville y Craig, 2013).

También se ha puesto en evidencia la presencia de dos tipos de pili en bacterias Gram positivas. La primera clase de pili son los llamados “ensamblados al azar”, en los que subunidades de proteínas de pili se enlazan por puentes isopeptídicos luego de la translocación a través de la membrana celular bacteriana. La unión entre estos puentes es catalizada por enzimas transpeptidasas denominadas sortasas que contribuyen a la formación de estructuras unidas covalentemente al peptidoglicano de la pared celular (Kang y Baker, 2012). El segundo tipo de estructuras son los pili similares a los tipo IV de las bacterias Gram negativas (Melville y Craig, 2013).

Existen otros mecanismos de adhesión intercelular además de los pili. Muchos factores bacterianos de superficie poseen propiedades adherentes. Estas adhesinas no fimbriadas, no asociadas a los pili, son capaces de reconocer varias estructuras de superficie de las células del hospedero, incluyendo proteínas transmembrana como las integrinas o las caderinas, o incluso componentes de la matriz extracelular, como el colágeno, la fibronectina, la laminina y la elastina (Pizarro-Cerda y Cossart, 2006; Kline *et al.*, 2009; Cossart y Roy, 2010; Ryan y Ray, 2017). Algunas de estas adhesinas median el paso de internalización de bacterias, luego de la debida adhesión con las células epiteliales. Una de estas adhesinas se ha caracterizado en *E. coli*: la llamada adhesina FimH, la cual exhibe especial afinidad por residuos de manosa (Sokurenko *et al.*, 2008). Otras cepas patógenas de este bacilo Gram negativo, las llamadas *E. coli* enteropatógena o ECEP y la enterohemorrágica o ECEH, las cuales son responsables, de enfermedad diarreica en niños y de infecciones severas transmitidas por alimentos, respectivamente, emplean un mecanismo muy particular para establecer contacto íntimo con las células intestinales: son capaces de inyectarles el llamado factor Tir, que se inserta en la membrana plasmática **de la célula del hospedero y sirve de receptor “exógeno” para la proteína bacteriana de superficie llamada intimina**. La unión que se establece entre la intimina bacteriana y el dominio extracelular del receptor Tir, media el reclutamiento de proteínas celulares reguladoras del citoesqueleto como las proteínas del síndrome de Wiskott- Aldrich (N-

WASP) y la proteína relacionada con la actina 2/3 (Arp2/3) que localmente remodelan el citoesqueleto justo por debajo de la membrana celular del sitio de interacción con la bacteria. Esta remodelación transitoria del citoesqueleto conduce a una pérdida de las estructuras de las microvellosidades del polo apical de la célula epitelial intestinal y a la **formación de una estructura en “pedestal” que les permite a las bacterias adherirse firmemente** (Lai *et al.*, 2013).

Es importante destacar aquí que la adhesión bacteriana conduce además a la formación de biopelículas. Las biopelículas constituyen un medio en el cual la multiplicación de bacterias se lleva a cabo protegidas de las inclemencias de un medio ambiente hostil. En el contexto de un proceso infeccioso, las biopelículas pueden ser cruciales para que agregados de bacterias embebidas en ellas las haga más resistentes a la acción del sistema inmunitario o incluso a la de fármacos anti-microbianos (Branda *et al.*, 2005; Bjarnsholt *et al.*, 2013).

En conclusión, la adhesión por medio de pili o de adhesinas no fimbriadas facilita la colonización y persistencia de especies bacterianas en la superficie epitelial del hospedero. En el caso de bacterias con capacidad de vida intracelular, se trata de un paso inicial esencial que precede a la internalización dentro de las células del hospedero.

Capacidad de Vida Intracelular

La capacidad de vida intracelular le ofrece al patógeno varias ventajas: se hacen inaccesibles al ataque por parte de anticuerpos y al sistema del complemento y tienen acceso a un sinnúmero de nutrientes. No obstante, existen también mecanismos intracelulares de defensa. Los patógenos intracelulares disponen de diferentes estrategias para establecerse exitosamente y generar una infección intracelular.

Los fagocitos profesionales como los macrófagos o las células M de las placas intestinales de Peyer, representan una de las principales líneas iniciales de defensa en contra de estos tipos de patógenos. Resulta que en virtud de su capacidad para fagocitar, estas mismas células pueden constituirse en un nicho de vida intracelular para ciertos patógenos como *Mycobacterium tuberculosis*, agente causal de la tuberculosis o *Legionella pneumophila*, bacteria responsable de la enfermedad de los legionarios; las cuales, luego de ser fagocitadas por los macrófagos, son capaces de bloquear la acidificación del fagosoma y su fusión con los lisosomas, evitando así la lisis celular y permitiendo su supervivencia intracelular. Otra arma de doble filo es que precisamente la facilidad con que estos tipos celulares llegan al sitio del encuentro con el antígeno, hace que los patógenos ganen un sitio de supervivencia intracelular y al mismo tiempo un mecanismo para su diseminación en otros órganos y tejidos del hospedero que sufre la infección.

Muchas bacterias pueden inducir también su internalización en células que no son fagocitos profesionales. Dos de estos mecanismos se conocen con los nombres de **mecanismo de “cremallera” (en inglés, zipper) y de mecanismo tipo “gatillo”**. Ambos

mecanismos se apoyan en la capacidad que tiene el patógeno para la activación celular por medio de rutas de señalización intracelular que conducen a la reorganización del citoesqueleto de actina justo en puntos cercanos a la membrana citoplasmática (Pizarro-Cerda y Cossart, 2009; Cossart y Roy, 2010). En el primer caso, el del mecanismo de cremallera, la unión entre proteínas de la superficie bacteriana con proteínas de superficie celular del hospedero, normalmente involucradas en la adhesión intercelular como las caderinas o integrinas, conduce al reclutamiento de varios factores del hospedero que tienen que ver con el fortalecimiento de las uniones célula-célula como si se tratase de un engranaje fino (cremallera). De esta manera, se induce el engolfamiento de las células bacterianas, debido al diminuto tamaño de sus células. *Listeria monocytogenes*, un bacilo Gram positivo patógeno que frecuentemente se transmite por medio de los alimentos, induce su internalización en células no fagocíticas por medio de este mecanismo tipo cremallera (Pizarro-Cerda y Cossart, 2009; Pizarro-Cerda *et al.*, 2012). El ingreso de *Listeria* está mediado por dos proteínas, InIA e InIB, las cuales se fijan, respectivamente, a E-caderina y al factor Met del crecimiento de los hepatocitos, ambas proteínas de membrana citoplasmática (Mengaud *et al.*, 1996; Shen *et al.*, 2000). La interacción con estas proteínas de superficie conduce al reclutamiento de diferentes factores del hospedero que tienen que ver con la remodelación del citoesqueleto para permitir el ingreso de la bacteria (Bonazzi y Cossart, 2011).

En el caso del segundo mecanismo o de tipo gatillo, las bacterias inducen factores celulares que activan la maquinaria del citoesqueleto y vías de transducción de señales que conducen al reordenamiento a gran escala del citoesqueleto con la característica **formación de proyecciones de membrana llamadas “arrugas” de membrana para permitir** el proceso de la macropinocitosis (Cossart y Roy, 2010). Este mecanismo tipo gatillo es inducido por la bacteria patógena *Salmonella* para invadir células intestinales epiteliales (Schlumberger y Hardt, 2006). Otros patógenos, como *Shigella flexneri*, bacteria responsable de la disentería bacilar, induce la formación de estructuras tipo filopodios que median su ingreso por endocitosis (Romero *et al.*, 2011). Finalmente, y a manera de conclusión preliminar, debe destacarse que las bacterias patógenas pueden emplear diversos mecanismos para su ingreso dentro de diferentes células del hospedero, activando a su vez distintos genes de virulencia. En estos casos, cada tipo celular infectado, así como el inter-juego que se desarrolla entre las bacterias y las células epiteliales, pueden tener un papel crucial en el desarrollo de la infección.

Diversidad de los Compartimientos Intracelulares donde las Bacterias se Multiplican

Las bacterias pueden multiplicarse luego de su internalización, en tres compartimientos intracelulares, a saber: 1) en vacuolas tipo lisosomas, las cuales tienen un pH ácido y contienen enzimas proteolíticas; 2) vacuolas no acídicas que no se fusionan con los lisosomas y que de alguna manera su formación es inducida por las propias

bacterias; y 3) directamente en el citosol de la célula invadida, en donde la bacteria puede residir luego del escape de la vacuola de internalización.

La bacteria *Coxiella burnetti*, agente causal de la fiebre Q, es un buen ejemplo de un patógeno intracelular capaz de habitar en compartimientos tipo lisosomas (Cossart y Roy, 2010; van Schaik *et al.*, 2013). Luego de su ingreso a la célula, los fagosomas que contienen a *Coxiella* se convierten en vacuolas con propiedades similares a un lisosoma, como lo son el pH ácido, la presencia de hidrolasas y de péptidos catiónicos; esta bacteria es capaz entonces de multiplicarse a pesar de encontrarse en un ambiente tan inhóspito (van Schaik *et al.*, 2013).

Otros patógenos son capaces de remodelar las propiedades de las vacuolas endocíticas, alterando su composición proteica y lipídica o alterando su tráfico y la asociación con otras vacuolas en el ambiente intracelular. La bacteria *Salmonella*, por ejemplo, reside en vacuolas no lisosomales cuya composición interna es alterada por la propia bacteria (Poh *et al.*, 2008).

Finalmente, algunos patógenos, como *Listeria*, han desarrollado la capacidad de escapar de su vacuola endocítica y tener acceso al citosol de la célula infectada (Cossart y Roy, 2010; Cossart, 2011). En este caso, la bacteria produce una toxina formadora de poros transmembrana, llamada LLO, así como la producción de enzimas de tipo fosfolipasas (Hamon *et al.*, 2012). Una vez en el citosol, la *Listeria* se multiplica y la presencia de flagelos le permite su movilización citoplásmica, donde induce la formación de protrusiones basolaterales para invadir células adyacentes. Aunque la vida en el citosol provee todos los nutrientes que la bacteria patógena requiere, puede desencadenar procesos de muerte celular por apoptosis o por autofagia. La autofagia es un mecanismo de degradación en el que los componentes citosólicos son absorbidos por los lisosomas. El proceso involucra la formación de compartimientos llamados fagóforos de doble membrana celular que en su momento se fusionan con los lisosomas para la proteólisis y es un mecanismo de autodefensa celular contra patógenos intracelulares como la *Listeria* (Gomes y Dikic, 2014).

Entre las diversas ventajas que ofrece la capacidad de vida intracelular, está la internalización de patógenos por diferentes tipos de células con capacidad de migración, lo cual facilita la diseminación de bacterias en los tejidos del hospedero. Algunos patógenos desarrollan además mecanismos específicos para traspasar barreras epiteliales y endoteliales y así ganar acceso a diversos órganos del cuerpo.

Bacterias Patógenas Capaces de Traspasar Barreras Epiteliales y Endoteliales

Algunas células centinelas de la respuesta inmunitaria, como las células M, los macrófagos de las mucosas y las células dendríticas, se encuentran constantemente censando la presencia de bacterias patógenas en el microambiente de las mucosas. A pesar de que estas células juegan un papel fundamental en la coordinación entre la respuesta

innata y la adaptativa para limitar la colonización de patógenos en el hospedero, también pueden convertirse en puertas de entrada para las bacterias patógenas.

Las células M son células especializadas de algunos epitelios presentes en humanos y animales, incluyendo el epitelio intestinal. Tienen la función de hacer muestreos de antígenos presentes en el lumen intestinal y de transportar esos antígenos a través de las capas del epitelio, a la región donde se ubican las células efectoras de la respuesta inmune (Corr *et al.*, 2008). Las células M son blanco de algunos patógenos que aprovechan esta función para ingresar a los tejidos del hospedero. Tal es el caso de *Salmonella typhimurium* que puede atravesar la barrera epitelial por medio de las células M (Jones *et al.*, 1994).

De manera similar, *Shigella flexneri* utiliza esta estrategia, con la diferencia de que tiene la capacidad de infectar células epiteliales adyacentes a las células M, por medio de la invasión de la membrana basolateral de estas células, generando un proceso inflamatorio local que facilita la diseminación de la bacteria (Perdomo *et al.*, 1994).

Las células dendríticas (CDs) constituyen otro tipo celular clave en el proceso de inmunovigilancia y en la regulación de la respuesta inmunológica adaptativa. Estas células están presentes en las barreras mucosas y tienen la capacidad de migrar a los nódulos linfáticos mesentéricos, donde interactúan con los linfocitos. La actividad fagocítica de estas células, así como su capacidad para migrar de la periferia a la circulación sanguínea o linfática, son aprovechadas por diferentes patógenos como la *S. typhimurium*, que puede, por ejemplo, ser fagocitada por las CDs localizadas en las placas de Peyer y de allí ganar acceso a otros órganos (Rescigno *et al.*, 2001).

La translocación bacteriana a través de células epiteliales no fagocíticas es otra estrategia empleada por varios patógenos para alcanzar la lámina propia y así causar infecciones sistémicas; esto ocurre con las bacterias *Salmonella* y *Listeria*.

Otra estrategia importante utilizada por microorganismos patógenos es la estimulación de la permeabilidad epitelial y sobre todo, endotelial. Muchas bacterias son capaces de incrementar la permeabilidad de las barreras para facilitar su diseminación por los tejidos del hospedero. Por ejemplo, algunos péptidos secretados por la ECEP y la ECEH desestabilizan las uniones célula-célula epitelial, lo cual conduce a una pérdida de la resistencia tras-epitelial (Kim *et al.*, 2010; Bonazzi y Cossart, 2011; Melican y Dumenil, 2012; Gessain *et al.*, 2015). *Vibrio cholerae* secreta una metaloproteasa llamada hemaglutinina/proteasa (HA/P), la cual escinde el dominio extracelular de la proteína ocludina, un componente clave en las uniones intercelulares de la zónula ocludens (Wu, 2000). *N. meningitidis* por su parte, es capaz de atravesar la barrera hemato-encefálica mediante la alteración de la permeabilidad vascular; esta bacteria gana acceso al líquido cefalorraquídeo por medio de este mecanismo. Se ha observado que las uniones intercelulares de las células endoteliales de los pequeños vasos sanguíneos invadidos por microcolonias de *N. meningitidis* se ven desestabilizados, facilitando el escape de estas bacterias desde el espacio circulatorio al espacio subaracnoideo (Coureuil *et al.*, 2010).

Otro mecanismo de invasión por entre las barreras epiteliales es la estimulación de la respuesta inflamatoria. Algunas citoquinas llamadas pro-inflamatorias como la TNF- α pueden estimular la separación de uniones intercelulares fuertes y de esa manera, contribuir a facilitar el acceso de algunos patógenos (Gitter *et al.*, 2000).

CONCLUSIONES

Las bacterias son parte de los organismos vivos unicelulares más simples y pequeños que habitan el planeta Tierra. Existe una gran diversidad de bacterias que ocupan cada uno de los nichos ecológicos conocidos. De hecho, estos microorganismos tan elementales nos han ayudado a describir y comprender el funcionamiento mínimo de la naturaleza viva, con la ayuda de los principales conceptos de la física: los átomos y moléculas, las fuerzas, los enlaces, la energía.

Alrededor del 90% de las especies bacterianas se desarrollan en comunidades en las llamadas biopelículas, lo que les confiere importantes propiedades como la capacidad para adecuarse a condiciones inhóspitas de supervivencia. La diversidad de nichos que pueden ser colonizados por las bacterias es inmensa (Branda *et al.*, 2005).

Las llamadas bacterias patógenas han desarrollado diversos mecanismos para establecerse en los tejidos de los seres humanos y de otros animales. De estas estrategias de supervivencia, la adherencia o la capacidad de vida intracelular, así como la habilidad para traspasar las barreras naturales de protección del organismo representan logros evolutivos inconmensurables.

Además de la relación que se establece entre muchas bacterias y las superficies mucosas del organismo, a la piel le corresponde el rol de ser superficie de contacto directo con las bacterias. La producción de moléculas anti-bacterianas y la presencia de células específicas de la respuesta inmunitaria, son algunos de los factores claves de lucha contra el establecimiento de bacterias patógenas. De allí la importancia de comprender el papel que juegan los microorganismos que forman parte de la flora habitual.

En virtud de la diversidad de nichos celulares usados por las bacterias para su propia multiplicación, la comunidad científica ha clasificado a las bacterias en microorganismos capaces de vivir en los medios extra e intracelular y en el caso de las bacterias intracelulares, en aquellas que habitan el espacio intravacuolar o intracitosólico (*Nota del Editor).

Las fronteras que existen entre el universo de las bacterias comensales y las patógenas no son tan impermeables o infranqueables como antes se pensaba. De hecho, algunas bacterias consideradas como comensales, pueden convertirse en patógenas cuando se escapan de su nicho ecológico habitual y adquieren la capacidad para permanecer en otros tejidos. Las bacterias que forman parte de la microbiota de otros seres, consideradas frecuentemente como bacterias comensales, pueden volverse patógenas si su crecimiento excede al habitual.

Otro aspecto fundamental que debe evaluarse es la variabilidad genética de las secuencias de ADN que codifican para los factores de virulencia. De hecho, los factores de virulencia no se expresan ni constantemente ni constitutivamente, de tal suerte que su expresión depende de la presión ambiental ejercida sobre la bacteria. En otras palabras, para que una bacteria determinada pueda expresar sus mecanismos de virulencia, depende de circunstancias tales como el momento del proceso infeccioso, su ubicación (si está en el lumen intestinal, si ya se encuentra dentro de una célula epitelial, o dentro de un macrófago), o si se encuentra en el torrente circulatorio, entre otros factores. El set de mecanismos de virulencia que la bacteria exprese, lo hará, de acuerdo a diferentes condiciones ambientales, de tal suerte que pueda enfrentar los obstáculos que se presenten, como en el caso de la acción de la respuesta inmunitaria del hospedero. Por sólo citar un ejemplo, *Shigella flexneri* tiene la capacidad de censar el gradiente de oxígeno molecular presente entre el lumen intestinal anaeróbico y los tejidos intestinales epiteliales oxigenados. La activación de su factor de virulencia T3SS se hace efectiva sólo si existe necesidad en presencia de una zona intestinal oxigenada cerca de las células epiteliales intestinales, aumentando así su virulencia y su capacidad de invasión (Marteyn *et al.*, 2010).

También es importante destacar que el resultado de una infección depende en gran medida del estado de inmunocompetencia de cada individuo. El polimorfismo genético existente en la población de seres humanos y de otros animales es muy variable en la capacidad de resistencia a la infección frente a los microorganismos patógenos. Una misma bacteria puede generar una infección grave en un individuo mientras que, en otro, puede pasar hasta inadvertida.

Para finalizar, así como es bien conocido que la variabilidad genética de los seres hospederos puede condicionar la aparición de infecciones por bacterias patógenas, también es muy conocido que los miembros de la microbiota juegan un papel protagónico en limitar la colonización e invasión por parte de bacterias patógenas. Muchos estudios han señalado que la composición de la microbiota puede alterarse por varios factores externos que incluyen el abuso en el consumo de antibióticos, cambios en la alimentación y la eliminación de otros microorganismos no bacterianos como los protozoos y hasta algunos nematodos (Willing *et al.*, 2011; Belkaid y Hand, 2014). De hecho, se ha observado que luego del tratamiento con antibióticos, se produce una alteración tal en la microbiota, que pasarán semanas antes de que vuelva a reconstituirse como era antes del tratamiento. Todo esto parece contribuir con la colonización e invasión de otros microorganismos patógenos (Buffie y Pamer, 2013). Hoy en día se considera fundamental el análisis exhaustivo de la composición y calidad de la microbiota, en particular, la microbiota intestinal. Su preservación es prioritaria para el adecuado balance de los medios interno y externo en los humanos y otros animales y el rechazo a la posibilidad de llegada de invasores indeseados.

Nota: Se agrega en Anexo 1 la clasificación del Reino Bacteria, según la propuesta de Ruggiero *et al.* (2015).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belkaid, Y. y Hand, T. 2014. Role of the microbiota in immunity and inflammation. *Cell*, 157: 121-141.
- Benveniste, J., Lespinats, G. y Salomon, J. 1971. Serum and secretory IgA in axenic and holoxenic mice. *J. Immunol.*, 107: 1656-1662.
- Bjarnsholt, T., Alhede, M., Alhede, M., Eickhardt-Sorensen, S., Moser, C., Kuhl, M. *et al.* 2013. The in vivo biofilm. *Trends Microbiol.*, 21: 466-474.
- Bonazzi, M. y Cossart, P. 2011. Impenetrable barriers or entry portals? The role of cell-cell adhesion during infection. *J. Cell Biol.*, 195: 349-358.
- Branda, S., Vik, S., Friedman, L. y Kolter, R. 2005. Biofilms: the matrix revisited. *Trends Microbiol.*, 13: 20-26.
- Brandl, K., Plitas, G., Schnabl, B., DeMatteo, R. y Pamer, E. 2007. MyD88-mediated signals induce the bactericidal lectin RegIII gamma and protect mice against intestinal *Listeria monocytogenes* infection. *J. Exp. Med.*, 204: 1891-1900.
- Brüssow, H., Canchaya, C. y Hardt, W. 2004. Phages and the evolution of bacterial pathogens: from genomic rearrangements to lysogenic conversion. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 68: 560-602.
- Buffie, C. y Pamer, E. 2013. Microbiota-mediated colonization resistance against intestinal pathogens. *Nat. Rev. Immunol.*, 13: 790-801.
- Cabeen, M. y Jacobs-Wagner, C. 2005. Bacterial cell shape. *Nat. Rev. Microbiol.*, 3: 601-610.
- Celli, J., Turner, B., Afdhal, N., Keates, S., Ghiran, I., Kelly, C. *et al.* 2009. *Helicobacter pylori* moves through mucus by reducing mucin viscoelasticity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 14321-14326.
- Chamot-Rooke, J., Mikaty, G., Malosse, C., Soyer, M., Dumont, A., Gault, J. *et al.* 2011. Post translational modification of pili upon cell contact triggers *N. meningitidis* dissemination. *Science*, 331: 778-782.
- Corr, S., Gahan, C. y Hill, C. 2008. M-cells: origin, morphology and role in mucosal immunity and microbial pathogenesis. *FEMS Immunol. Med. Microbiol.*, 52: 2-12.
- Cossart, P. y Roy, C. 2010. Manipulation of host membrane machinery by bacterial pathogens. *Curr. Opin. Cell Biol.*, 22: 547-554.
- Cossart, P. 2011. Illuminating the landscape of host-pathogen interactions with the bacterium *Listeria monocytogenes*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 108: 19484-19491.
- Costello, E., Lauber, C., Hamady, M., Fierer, N., Gordon, J. y Knight, R. 2009. Bacterial community variation in human body habitats across space and time. *Science*, 326: 1694-1697.
- Coureuil, M., Lecuyer, H., Scott, M., Boularan, C., Enslin, H., Soyer, M. *et al.* 2010. *Meningococcus* Hijacks a beta2-adrenoceptor/beta-Arrestin pathway to cross brain microvasculature endothelium. *Cell*, 143: 1149-1160.

- Daffé, M. y Etienne, G. 1999. The capsule of *Mycobacterium tuberculosis* and its implications for pathogenicity. *Tuber. Lung Dis.*, 79: 153-169.
- Doolittle, R. 2005. Evolutionary aspects of whole-genome biology. *Curr. Opin. Struct. Biol.*, 15: 248-253.
- Drake, H., Daniel, S., Küsel, K., Matthies, C., Kuhner, C. y Braus-Stromeyer, S. 1997. Acetogenic bacteria: what are the *in situ* consequences of their diverse metabolic versatilities? *Biofactors*, 6: 13-24.
- Feschotte, C. y Pritham, E. 2007. DNA Transposons and the evolution of eukariotic genomes. *Annual Review of Genetics*, 41: 331-368.
- Gessain, G., Tsai, Y., Travier, L., Bonazzi, M., Grayo, S., Cossart, P. *et al.* 2015. PI3-kinase activation is critical for host barriers permissiveness to *Listeria monocytogenes*. *J. Exp. Med.*, 12: 165-183.
- Gitter, A., Bendfeldt, K., Schmitz, H., Schulzke, J., Bentzel, C. y Fromm, M. 2000. Epithelial barrier defects in HT-29/B6 colonic cell monolayers induced by tumor necrosis factor-alpha. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 915: 193-203.
- Gomes, L. y Dikic, L. 2014. Autophagy in antimicrobial immunity. *Mol Cell* ; 54: 224-233.
- Guerry, P. 2007. *Campylobacter flagella*: not just for motility. *Trends Microbiol.*, 15: 456-461.
- Hamon, M., Ribet, D., Stavru, F. y Cossart, P. 2012. Listeriolysin O: the Swiss army knife of *Listeria*. *Trends Microbiol.*, 20: 360-368.
- Hinnebusch, J. y Tilly, K. 1993. Linear plasmids and chromosomes in bacteria. *Mol. Microbiol.*, 10: 917-922.
- Hug, L., Baker, B., Anantharaman, K. Brown, C., Probst, A., Castelle, C. y Suzuki, Y. 2016. A new view of the tree of life. *Nat. Microbiol.*, 1: 16048.
- Human Microbiome Project C. 2012. Structure, function and diversity of the healthy human microbiome. *Nature*, 486: 207-214.
- Johansson, M., Phillipson, M., Petersson, J., Velcich, A., Holm, L. y Hansson, G. 2008. The inner of the two Muc2 mucin-dependent mucus layers in colon is devoid of bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 15064-15069.
- Jones, B., Ghori, N. y Falkow, S. 1994. *Salmonella typhimurium* initiates murine infection by penetrating and destroying the specialized epithelial M cells of the Peyer's patches. *J. Exp. Med.*, 180: 15-23.
- Kang, H. y Baker, E. 2012. Structure and assembly of Gram-positive bacterial pili: unique covalent polymers. *Curr. Opin. Struct. Biol.*, 22: 200-207.
- Kim, M., Ashida, H., Ogawa, M., Yoshikawa, Y., Mimuro, H. y Sasakawa, C. 2010. Bacterial interactions with the host epithelium. *Cell Host Microbe*, 8: 20-35.
- Kline, K., Falker, S., Dahlberg, S., Normark, S. y Henriques-Normark, B. 2009. Bacterial adhesins in host-microbe interactions. *Cell Host Microbe*, 5: 580-592.
- Kobayashi, K., Chamaillard, M., Ogura, Y., Henegariu, O., Inohara, N., Nunez, G. *et al.* 2005. Nod2-dependent regulation of innate and adaptive immunity in the intestinal tract. *Science*, 307: 731-734.

- Koch, A. 2003. Bacterial wall as target for attack: past, present, and future research. *Clin. Microbiol. Rev.*, 16: 673-687.
- Lai, Y., Rosenshine, I., Leong, J. y Frankel, G. 2013. Intimate host attachment: enteropathogenic and enterohaemorrhagic *Escherichia coli*. *Cell Microbiol.*, 15: 1796-1808.
- Lillington, J., Geibel, S. y Waksman, G. 2014. Biogenesis and adhesion of type 1 and P pili. *Biochim. Biophys. Acta*, 1840: 2783-2793.
- Linden, S., Sheng, Y., Every, A., Miles, K., Skoog, E., Florin, T. *et al.* 2009. MUC1 limits *Helicobacter pylori* infection both by steric hindrance and by acting as a releasable decoy. *PLoS Pathog.*, 5: 1000617.
- Ma, B., Forney, L. y Ravel, J. 2012. Vaginal microbiome: rethinking health and disease. *Ann. Rev. Microbiol.*, 66: 371-389.
- Macpherson, A., Gatto, D., Sainsbury, E., Harriman, G., Hengartner, H. y Zinkernagel, R. 2000. A primitive T cell-independent mechanism of intestinal mucosal IgA responses to commensal bacteria. *Science*, 288: 2222-2226.
- Marteyn, B., West, N., Browning, D., Cole, J., Shaw, J., Palm, F. *et al.* 2010. Modulation of *Shigella* virulence in response to available oxygen in vivo. *Nature*, 465: 355-358.
- Mattick, J. 2002. Type IV pili and twitching motility. *Annu. Rev. Microbiol.*, 56: 289-314.
- Mayr, E. 1998. Two empires or three? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 9720-3.
- McGuckinn M., Linden, S., Sutton, P. y Florin, T. 2011. Mucin dynamics and enteric pathogens. *Nat. Rev. Microbiol.*, 9: 265-278.
- Melican, K. y Dumenil, G. 2012. Vascular colonization by *Neisseria meningitidis*. *Curr. Opin. Microbiol.*, 15: 50-56.
- Melville, S. y Craig, L. 2013. Type IV pili in Gram-positive bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 77: 323-341.
- Mengaud, J., Ohayon, H., Gounon, P., Mege, R. y Cossart, P. 1996. E-cadherin is the receptor for internalin, a surface protein required for entry of *L. monocytogenes* into epithelial cells. *Cell*, 84: 923-932.
- Nakabachi, A., Yamashita, A., Toh, H., Ishikawa, H., Dunbar, H., Moran, N. y Hattori, M. 2006. The 160-kilobase genome of the bacterial endosymbiont *Carsonella*. *Science*, 314: 267.
- O'Toole, G., Kaplan, H. y Kolte, R. 2009. Biofilm formation as microbial development. *Ann. Rev. Microbiol.*, 54: 49-79.
- Perdomo, O., Cavailon, J., Huerre, M., Ohayon, H., Gounon, P. y Sansonetti, P. 1994. Acute inflammation causes epithelial invasion and mucosal destruction in experimental shigellosis. *J. Exp. Med.*, 180: 1307-1319.
- Pizarro-Cerda, J. y Cossart, P. 2009. *Listeria monocytogenes* membrane trafficking and lifestyle: the exception or the rule? *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 25: 649-670.
- Pizarro-Cerda J. y Cossart, P. 2006. Bacterial adhesion and entry into host cells. *Cell*, 124: 715-727.

- Pizarro-Cerda, J., Kuhbacher, A. y Cossart, P. 2012. Entry of *Listeria monocytogenes* in mammalian epithelial cells: an updated view. Cold Spring Harb Perspect. Med.: 2.
- Poh, J., Odendall, C., Spanos, A., Boyle, C., Liu, M., Freemont, P. *et al.* 2008. SteC is a *Salmonella* kinase required for SPI-2-dependent F-actin remodelling. Cell Microbiol., 10: 20-30.
- Portela-Dussán, D., Chaparro-Giraldo, A. y López-Pazos, S. 2013. La biotecnología de *Bacillus thuringiensis* en la agricultura. NOVA – Pub. Cient. Cien. Biomed., 11: 87-96.
- Prats, C., López, D., Giró, A., Ferrer, J. y Valls, J. 2006. Individual-based modelling of bacterial cultures to study the microscopic causes of the lag phase. J. Theor. Biol., 241: 939-953.
- Putsep, K., Axelsson, L., Boman, A., Midtvedt, T., Normark, S., Boman, H. *et al.* 2000. Germ-free and colonized mice generate the same products from enteric prodefensins. J. Biol. Chem., 275: 40478-40482.
- Rescigno, M., Urbano, M., Valzasina, B., Francolini, M., Rotta, G., Bonasio, R. *et al.* 2001. Dendritic cells express tight junction proteins and penetrate gut epithelial monolayers to sample bacteria. Nat. Immunol., 2: 361-367.
- Rinke, C. *et al.* 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. Nature, 499: 431-437.
- Roberts, J., Marklund, B., Ilver, D., Haslam, D., Kaack, M., Baskin, G. *et al.* 1994. The Gal (alpha 1-4) Gal-specific tip adhesin of *Escherichia coli* P-fimbriae is needed for pyelonephritis to occur in the normal urinary tract. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 91: 11889-11893.
- Romero, S., Grompone, G., Carayol, N., Mounier, J., Guadagnini, S, Prevost, M. *et al.* 2011. ATP-mediated Erk1/2 activation stimulates bacterial capture by filopodia, which precedes *Shigella* invasion of epithelial cells. Cell Host Microbe, 9: 508-519.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015. Correction: A higher level classification of all living organisms. PLoS One, 10(6): 1-54.
- Ryan, K. y Ray, C. 2017. Capítulo 21: Bacterias. Conceptos básicos. En: Sherris. Microbiología Médica. 6ª Ed. McGraw-Hill Interamericana Editores, S.A. de C.V.
- Sakabe, K. y Okazaki, R. 1966. A unique property of the replicating region of chromosomal DNA. Biochim. Biophys. Acta, 129: 651-654.
- Schlumberger, M. y Hardt, W. 2006. *Salmonella* type III secretion effectors: pulling the host cell's strings. Curr. Opin. Microbiol., 9: 46-54.
- Schommer, N. y Gallo, R. 2013. Structure and function of the human skin microbiome. Trends Microbiol., 21: 660-668.
- Shen, Y., Naujokas, M., Park, M. e Ireton, K. 2000. InIB-dependent internalization of *Listeria* is mediated by the Met receptor tyrosine kinase. Cell, 103: 501-510.
- Shiba, T.; Tsutsumi, K., Ishige, K. y Noguchi, T. 2000. Inorganic polyphosphate and polyphosphate kinase: their novel biological functions and applications. Biochemistry, 65: 315-323.

- Shroff, K., Meslin, K. y Cebra, J. 1995. Commensal enteric bacteria engender a self-limiting humoral mucosal immune response while permanently colonizing the gut. *Infect. Immun.*, 63: 3904-3913.
- Sogin, M., Morrison, H., Huber, J. *et al.* 2006. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103: 12115-20.
- Sokurenko, E., Vogel, V. y Thomas, W. 2008. Catch-bond mechanism of force-enhanced adhesion: counterintuitive, elusive, but... widespread? *Cell Host Microbe*, 4: 314-323.
- Stecher, B., Barthel, M., Schlumberger, M., Haberli, L., Rabsch, W., Kremer, M. *et al.* 2008. Motility allows *S. typhimurium* to benefit from the mucosal defence. *Cell. Microbiol.*, 10: 1166-1180.
- Stecher, B. y Hardt, W. 2011. Mechanisms controlling pathogen colonization of the gut. *Curr. Opin. Microbiol.*, 14: 82-91.
- Suzuki, K., Meek, B., Doi, Y., Muramatsu, M., Chiba, T., Honjo, T. *et al.* 2004. Aberrant expansion of segmented filamentous bacteria in IgA-deficient gut. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 1981-1986.
- Vaishnava, S., Behrendt, C., Ismail, A., Eckmann, L. y Hooper, L. 2008. Paneth cells directly sense gut commensals and maintain homeostasis at the intestinal host-microbial interface. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 20858-20863.
- Van Schaik, E.; Chen, C., Mertens, K., Weber, M. y Samuel, J. 2013. Molecular pathogenesis of the obligate intracellular bacterium *Coxiella burnetii*. *Nat. Rev. Microbiol.*, 11: 561-573.
- Wade, W. 2013. The oral microbiome in health and disease. *Pharmacol. Res.*, 69: 137-143.
- Willing, B., Russell, S. y Finlay, B. 2011. Shifting the balance: antibiotic effects on host-microbiota mutualism. *Nat. Rev. Microbiol.* 9: 233-243.
- Winter, S., Thiennimitr, P., Winter, M., Butler, B., Huseby, D., Crawford, R. *et al.* 2010. Gut inflammation provides a respiratory electron acceptor for *Salmonella*. *Nature*, 467: 426-429.
- Woese, C., Kandler, O. y Wheelis, M. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 4576-4579.
- Woolverton, C., Willey, J. y Sherwood, L. 2008. En: *Microbiología de Prescott, Harley y Klein*. 7ª Ed. McGraw-Hill Interamericana Editores, S.A. ISBN: 9788448191207. 1220 pp.
- Wu, Z., Nybom, P. y Magnusson, KE 2000. Distinct effects of *Vibrio cholerae* haemagglutinin/protease on the structure and localization of the tight junction-associated proteins occludin and ZO-1. *Cell Microbiol.*, 2: 11-17.
- Yeo, M. y Chater, K. 2005. The interplay of glycogen metabolism and differentiation provides an insight into the developmental biology of *Streptomyces coelicolor*. *Microbiology*, 151 (Pt 3): 855-861.

Anexo 1. Clasificación del Reino Bacteria (Ruggiero *et al.*, 2015).

SuperReino	Reino	Sub Reino	Phylum	Clase	
Prokaryota	Bacteria [= Eubacteria]	Negibacteria	Acidobacteria	N.N. (Bryobacter)	
				Acidobacteria	
				Holophagae	
				Aquificae	
				Armatimonadetes	Armatimonadia
				Chthonomonadetes	
				Fimbriimonadia	
				Bacteroidetes	Bacteroidia
				Cytophagia	
				Flavobacteria	
				Sphingobacteriia	
				Caldiserica	Caldisericia
				Chlamydiae	Chlamydiae
				Chlorobi	Chlorobia
				Ignavibacteria	
				Chrysiogenetes	Chrysiogenetes
				Cyanobacteria [= Cyanophyta]	Cyanophyceae [= Phycobacteria]
				Gloeobacteria	[= Gloeobacterophyceae]
				Deferribacteres	Deferribacteres
				Deinococcus-Thermus [= Hadobacteria]	Deinococci
				Dictyoglomi	Dictyoglomia
				Elusimicrobia	Elusimicrobia
				Fibrobacteres	Fibrobacteria
Fusobacteria	Fusobacteriia				
Gemmatimonadetes	Gemmatimonadetes				

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

SuperReino	Reino	Sub Reino	Phylum	Clase
			Lentisphaerae	Lentisphaeria
				Oligosphaeria
			Nitrospira	"Nitrospira"
			Planctomycetes	Phycisphaerae
				Planctomycea
Prokaryota	Bacteria [= Eubacteria]	Negibacteria	Proteobacteria	Betaproteobacteria
				Alphaproteobacteria
				Deltaproteobacteria
				Epsilonproteobacteria
				Gammaproteobacteria
				Zetaproteobacteria
			Spirochaetae	Spirochaetes
			Synergistetes	Synergistia
			Thermodesulfobacteria	Thermodesulfobacteria
			Thermotogae	Thermotogae
			Verrucomicrobia	Opitutae
				Verrucomicrobiae
		Posibacteria	Actinobacteria	Actinobacteria
			Chloroflexi [= Chlorobacteria]	Anaerolineae
				Caldilineae
				Chloroflexia
				Dehalococcoidia
				Ktedonobacteria
				Thermomicrobia
			Firmicutes	Bacilli
				Clostridia
				Erysipelotrichia
				Negativicutes
				Thermolithobacteria
			Tenericutes	Mollicutes

CAPÍTULO 5

REINO PROTOZOA

Con Especial Referencia al Concepto de Protozoos Parásitos

Néstor Áñez

Investigaciones Parasitológicas “J.F. Torrealba”, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
Correo: noar1510@gmail.com

A José Vicente Scorza, In Memoriam

INTRODUCCIÓN

Para abordar con honestidad el tópico identificado en el presente título, por el respeto que merecen nuestros lectores y el que nos exigimos a nosotros mismos, debemos declarar con toda responsabilidad que ojalá pudiéramos desarrollar este fascinante aspecto con propiedad, sin caer en injusticias biológicas con aquellos organismos cuyos ancestros han poblado el planeta desde hace, por lo menos, 3.900 millones de años. Injusticia que parece obvia cuando nos percatamos que quienes definen, identifican y clasifican, son otros organismos cuyos ancestros pudieran escasamente estar cumpliendo centenas de miles de años de aparición sobre la faz del planeta que nos hospeda, y a tan sólo 345 años de haberse percatado, Leeuwenhoek de la existencia de los seres vivos que nos ocupa.

Como expresado en otros capítulos de esta obra, la amplitud del campo biológico incluye varios reinos cuando se clasifica a los seres vivos considerando características que los asemeja o diferencia, lográndose consenso para reconocer los reinos biológicos: Animalia, Plantae, Fungi, Chromista, Bacteria, Archaea y Protista. Los primeros mencionados serán objeto de capítulos aparte, dejándonos la difícil tarea de abordar el Reino Protista (=Protozoa) con la compendiosa información que a continuación dejamos para su consideración.

Actualmente es bien conocido que la mayoría de los seres vivos que existen en la Tierra son organismos unicelulares, los cuales son invisibles al ojo humano. Estos seres microscópicos fueron observados, por primera vez, por Anthony van Leeuwenhoek (1632-1723), un curioso comerciante holandés que, aunque sin entrenamiento científico, logró fabricar su propio sistema óptico para detectar su presencia. En su encomiable labor logró observar los posteriormente llamados protozoarios de vida libre en muestras de agua dulce, además de organismos parásitos (*Giardia intestinalis*) analizando muestras de sus

propios excrementos diarreicos por lo cual hoy se le reconoce como el “padre de los microorganismos” (Dobell, 1932).

La amplia distribución de hábitats identificados como nichos ecológicos de organismos unicelulares incluye todo tipo de aguas, dulce o salada, en corriente o estancada; de suelos fértiles o estériles; de materia orgánica, fresca o en descomposición; de otros organismos pluricelulares, vertebrados o invertebrados y de plantas, esparcidas por diferentes regiones y condiciones climáticas presentes en toda la geografía del globo terráqueo. La constante búsqueda llevada a cabo por científicos en los últimos tres siglos ha permitido el reconocimiento de cerca de 65.000 especies de estos microorganismos, siendo la mayoría definidas como seres de vida libre, habiéndose detectado alrededor de 10.000 especies cohabitando micro-ecosistemas en animales invertebrados y en casi todas las especies de vertebrados que pueblan la tierra.

Debemos confesar que al introducir el tema y percatarnos de la enorme cantidad de organismos involucrados en estas consideraciones, hemos entendido la dificultad para producir un texto comprensible, en el que se concierten opiniones sobre las ideas discutidas en cualquier época y manera de pensar de los científicos involucrados. De hecho, cuando en ciencia se discute sobre Reino, Phylum, Clase, Orden, Familia, Género y Especie, necesariamente parece adentrarse en la difícil tarea de las definiciones, consideradas como recursos utilizados por los humanos destinados a resolver los problemas de las identificaciones. Al respecto se asume que, en las definiciones con frecuencia en los diversos matices de opinión, se pierde de vista parte de los hechos sobre los cuales se basan las mismas, soslayando que los hechos son ciertos y las definiciones varían siempre, por lo que es harto difícil definir y clasificar con justificación plena. Asimismo, en cualquier tratado de la ciencia se llama la atención sobre la influencia de las ideas de cada época y de la cultura en relación con la forma de pensar de los científicos, contundente reflexión de Kuhn (1970) compartida plenamente en este contexto.

DEFINICIONES Y UBICACIÓN TAXONÓMICA

Los protistas, protozoos o protozoarios (proto = primero, zoo = animal) han sido definidos de la manera más sencilla como organismos microscópicos, eucariotas unicelulares que no son animales ni plantas, poseen una estructura interna relativamente compleja y llevan a cabo complicadas actividades metabólicas, siendo capaces de desplazarse con estructuras de propulsión incluyendo flagelos, cilios u otros tipos de movimientos de acuerdo al medio donde habitan (Figura 1). El primer instinto de los científicos fue relacionar estos organismos unicelulares con plantas y animales basados en sus características morfológicas. El término protozoo fue introducido por Goldfuss en 1820, siendo utilizado para describir una colección de microorganismos ciliados. Posteriormente, von Seibold (1854) propone el establecimiento del Phylum Protozoa como parte del Reino Animal, el cual luego de futuros refinamientos fue elevado a nivel de Reino a una propuesta de Owen (1860), quien sostenía en su punto de vista que el

mismo poseía características comunes para plantas y animales. Sin embargo, Haeckel (1866), quien había propuesto el término protista, lo sugirió como un tercer reino taxonómico para separarlo de los reinos Plantae y Animalia.



Figura 1. Protozoos mostrando organelas internas y estructuras de propulsión.

Fuente: <https://concepto.de/reino-protista/>

Hasta más allá de la mitad del siglo XIX, los protozoarios fueron ampliamente tratados taxonómicamente como parte del reino Animalia, manteniendo su definición de **“primeros animales” desde hacía 150 años. Con el despertar de las ideas evolucionistas de Darwin (1859)**, los naturalistas de la época comprendieron los defectos del largamente establecido sistema de clasificación en dos reinos, llevándolos a intentar la clasificación de estos organismos fuera del constreñido concepto de los reinos Plantae y Animalia, proponiendo la adición del Reino Protozoa para acomodar organismos naturales que no podían considerarse plantas o animales (Scamardella, 1999).

ORIGEN DE LOS PROTOZOOS - HIPÓTESIS EVOLUTIVAS

El origen de organismos eucariotas, conocido como eucariogénesis, ha sido concebido a partir de procariotas (Archaea) considerando un evento endosimbiótico (Portier, 1918; Margulis, 1996). Este fenómeno se estima fue inicialmente conformado por protozoos anaeróbicos, seres carentes de mitocondrias, constituyendo el primer grado evolutivo eucariota antes del proceso endosimbiótico, originando las mitocondrias a partir de una bacteria (Cavalier-Smith, 1983). Sin embargo, estudios posteriores demostraron que, en

realidad la carencia de mitocondrias pudo haber sido el resultado de una pérdida secundaria, ocurrido independientemente por adaptación a una forma de vida simbiótica o a medios anaeróbicos, aunque a ciencia cierta, no hay acuerdo sobre los procesos que implicaron la eucariogénesis. A la luz de los actuales conocimientos, la hipótesis más aceptada es la que implica la fusión biológica por endosimbiosis de dos organismos procariotas diferentes, tales como una arquea y una bacteria. Adicionalmente, se ha propuesto que el genoma nuclear eucariota pudo haber tenido un origen quimérico por fusión genética, como dicho anteriormente, de una arquea y una bacteria. Esta estimación parece estar apoyada por el hallazgo de 32 proteínas, 18 de ellas ribosomales, compartidas entre Archaea y Eucarya y 7 proteínas entre Eucarya y Bacteria. Este modelo fue apoyado por Gupta (1998) especificando que la quimera fue inicialmente llevada a cabo entre una arquea y una bacteria Gram negativa, dando lugar a la célula eucariota nucleada, **produciéndose posteriormente una simbiogénesis con una α -protobacteria** que originó las mitocondrias. Cavalier-Smith (1983) describe la evolución eucariota con una extensa exposición de cada uno de los procesos que tuvieron lugar, postulando que fases autógenas preeucariota tuvieron lugar antes de la simbiogénesis. La conversión de la primitiva célula procariota en eucariota supuso una serie de importantes cambios en la estructura de la célula que, según Cavalier-Smith (1991), fueron conducidos por dos innovaciones básicas:

i. Un cambio radical en la topología de las membranas que en las bacterias está asociada al cromosoma y a los ribosomas, los cuales fabrican las proteínas de membrana y crece por la inserción directa de proteínas y lípidos. Los eucariontes, en cambio, presentan dos conjuntos desconectados de membranas: la membrana citoplasmática y el conjunto retículo endoplasmático/membrana nuclear al que están asociados los cromosomas y ribosomas. La membrana citoplasmática crece por la fusión de vesículas liberadas por gemación de las endomembranas (citosis), mientras que el retículo endoplasmático lo hace por la inserción directa de moléculas de lípidos sintetizadas por proteínas embebidas en la misma membrana.

ii. El cambio de un exoesqueleto relativamente pasivo como la pared celular bacteriana, a un endoesqueleto representado en el citoesqueleto de los eucariontes por microtúbulos y microfilamentos activados por motores moleculares. En las bacterias la pared celular tiene una importante participación en la segregación del ADN y en la división celular. En cambio, en los eucariontes los microtúbulos de tubulina y los microfilamentos de actinas, que median en la segregación de los cromosomas y en la división celular, respectivamente, están unidos a motores moleculares de dineína, cinesina y miosina. Estas innovaciones básicas realimentaron la transformación de la célula que, a través de miles de mutaciones en el ADN, dieron lugar a importantes cambios en la estructura de la célula.

En 1998, una teoría propone que el origen de eucariontes se dio por simbiosis metabólica, reconocida como sintrofia, entre arquea y una delta-proteobacteria. Esta hipótesis sintrófica supone que primero se estableció una relación simbiótica y después el proto-eucarionte creció para rodear a la proto-mitocondria, mientras que las endomembranas se originaron más tarde, en parte, gracias a los genes mitocondriales, es

decir, que la secuencia de acontecimientos se produciría al revés que en la hipótesis fagotrófica, primero la endosimbiosis y a continuación, y debido a ella, el cambio en la estructura celular. Una versión extrema de esta hipótesis es la endosimbiosis serie de Margulis (1996) quien sostiene que, prácticamente todas las características eucariotas fueron adquiridas en una serie de sucesivas incorporaciones endosimbióticas.

BREVE HISTORIA SOBRE PROTOZOA

La clasificación biológica pareciera estar en una constante encrucijada. Asimismo, se concibe que la tecnología provea una nueva manera de investigación sistemática con interpretación evolutiva. Prueba de ello lo constituye la investigación microscópica en la década de 1850 intensificada por los adelantos sobre óptica del microscopio de luz y, luego, por los complicados detalles de la ultraestructura celular que develó la microscopía electrónica iniciada en la década de 1950 (Andersson, 1998). Sin embargo, la definida diversidad de la vida es evidenciada por nuestra cambiante interpretación sobre el sistema de los organismos vivos, nunca permanente y siempre sujeto a revisión en respuesta a los cambios generados por la investigación biológica.

Con esta premisa solicitamos al lector, no especialista, su mayor comprensión para la diversidad de argumentos empleados en el contenido de esta breve historia cuyos autores fueron develados hace más de tres siglos, habiendo los científicos comenzado su sistematización biológica hace, apenas, casi dos siglos antes de nuestros días.

El mayor grupo morfológico ubicado dentro de los reinos es, en cualquier tiempo, una reflexión de nuestro entendimiento del mundo viviente. Así, previo al siglo XX, los conceptos sobre clasificación de organismos habían sido constreñidos dentro de los estrechos límites que definían toda vida como planta o animal (Ragan, 1997; Rothschild, 1989). Sin embargo, existían organismos complejos, principalmente microscópicos y acuáticos, con el característico verdor de las plantas y el movimiento típico de los animales que ampliaban los límites de estos últimos mencionados organismos. Investigaciones microscópicas llevadas a cabo sobre la naturaleza de estos organismos en el siglo XVIII, permitió considerarlos como células disociadas de plantas y animales o, al menos, formas imperfectas de grandes plantas (Calkins, 1911). Al mismo tiempo, la dicotomía existente de los reinos Plantae y Animalia se fue tornando cada vez más oscura con límites difíciles de discernir, resultando obsoleto su descripción por la naturaleza de muchos organismos con características de planta o animal, dificultando una sucinta definición de lo que era una planta o un animal (Ragan, 1997; Rothschild, 1989).

En 1820, el naturalista alemán George Goldfuss introdujo en la literatura científica el término Protozoa (= primeros animales o animales ancestrales) como una clase de organismos dentro del reino Animalia, incluyendo Infusoria (modernamente conocidos como ciliados), Lithozoa (Corales), Phytozoa (= *Cryptomonas*) y Medusinae (Wilson y Cassin, 1863). Más tarde, Carl von Siebold (1854) también alemán, estableció un Phylum de animales invertebrados dentro del reino Animalia que llamó Protozoa. Posteriormente,

otro naturalista alemán hizo la primera de muchas propuestas para un tercer reino de los **seres vivos en su obra sobre “*morfología general de los organismos*”** nombrando el tercer reino y los organismos dentro del mismo como Protista, definidos como los primeros de todos o primordiales (Haeckel, 1866, 1869). En su obra, Haeckel llamó la atención sobre el problema de la clasificación proponiendo la inclusión de todos aquellos dudosos organismos de bajo rango mostrando pocas afinidades cercanas a cualquiera de los dos previos reinos, los cuales poseyeran caracteres animales o vegetales unidas o mezcladas (Haeckel, 1866, 1869). Asimismo, para Haeckel, Protista fue el reino de las formas primitivas y consideró las bacterias también como componente del mismo (Haeckel, 1869).

Siete décadas después de la propuesta del tercer reino por Haeckel, Herbert Copeland, biólogo norteamericano propuso un cuarto reino para la clasificación de los seres vivos en **su obra “*Los reinos de los organismos*”** (Copeland, 1938). Su principal objetivo fue presentar una taxonomía que sistemáticamente reflejara la diversidad del mundo viviente más allá de los límites de los reinos Plantae y Animalia. La base primordial del concepto para el cuarto reino de Copeland fue su conclusión que el establecimiento de varios reinos de organismos nucleados, además de Plantae y Animalia, no era factible y que todos estos organismos deberían ser tratados como un solo reino. Esta conclusión fue sostenida por el autor, debido a la dificultad de enseñar Biología siguiendo el sistema de Haeckel (1869) y agregando que varios autores más recientes que Haeckel habían mostrado su disposición de reconocer más de dos reinos, aunque ninguno de ellos, aparentemente había formulado un sistema incluyendo todos los organismos (Copeland, 1938). En su argumento, Copeland propuso una reclasificación para cuatro reinos incluyendo Plantae, Animalia, Protista y Monera, el fundamento fue la exclusión de las bacterias y las algas verde-azules (Cyanobacteria) del reino protista de Haeckel, para colocarlas en un reino separado que propuso como Monera. Este autor consideró que las bacterias eran tan diferentes en organización de las células nucleadas, lo cual utilizó como argumento central para su propuesta del cuarto reino del sistema de vida y que tales organismos deberían ser tratados como un reino aparte, por su gran diferencia con plantas y animales, y en mayor grado por su diferencia entre ellos como observado en el reino Animalia. Poco después, Copeland (1947) escogió nombrar su propuesta como reino Protoctista, habiéndolo definido etimológicamente como los primeros seres vivos establecidos, sustituyendo el antes nombrado reino Protista, asumiendo además que Protoctista tenía prioridad sobre el reino Protozoa (Copeland, 1947; 1956).

Más recientemente, en 1957 Robert Whittaker, biólogo norteamericano, comenzó un rearrreglo del sistema de cuatro reinos propuesto por Copeland, basado en su punto de **vista ecológico, expresado en su artículo “*The kingdoms of the living world*”** (Whittaker, 1957). El autor reconoció una división ecológica de los seres vivos diferenciándolos en autótrofos y heterótrofos. Esta visión no se correspondió con el concepto de los cuatro reinos propuestos por Copeland (1947) ni la del sólo sistema de dos reinos: Plantae y Animalia, detallando su propio sistema de cuatro reinos incluyendo Protista, Fungi,

Plantae y Animalia (Whittaker, 1959). Asimismo, basó el agrupamiento del reino en tres modos de nutrición en las comunidades naturales, reconociendo la absorción, la ingestión y la autotrofia, y acreditó la secuencia evolucionaria de unicelular a multicelular con importancia central para su esquema de clasificación. De la misma manera, retornó las bacterias al reino Protista, basado en su naturaleza unicelular, ubicó las algas en el reino Plantae y los protoctistas propuestos por Copeland (1947) fueron reasignados al reino Protista (Whittaker, 1959).

Durante la década de 1980, John Corliss, protozoólogo norteamericano, había reinterpretado la taxonomía del Reino Protista de Whittaker y el Reino Protoctista de Copeland, basado primariamente, aunque no exclusivamente, sobre el carácter de unicelularidad (Corliss, 1984; 1986). El autor trazó una línea de demarcación con relación a tejidos funcionales diferenciados de la multicelularidad similar a la previa relación establecida por Whittaker (Corliss, 1984). En esta oportunidad Corliss describió plantas y animales por la presencia de más de un simple tejido y protistas, aun cuando mostrando multicelularidad en diversos grados en ciertos grupos, y ocasionalmente también cuerpos de grandes tallas, todavía fallaban en demostrar la organización celular en dos o más tejidos claramente diferenciados (Corliss, 1984). Asimismo, para Corliss las algas rojas y marrones parecían no tener la complejidad tisular como los verdaderos animales o plantas y, por lo tanto, no podían ser considerados a la luz de la multicelularidad de plantas y animales, proponiendo su ubicación dentro del Reino Protista (Corliss, 1984). Corliss también definió plantas y animales por el modo de nutrición (autotrofia y heterotrofia, respectivamente) aunque con distinciones inválidas ya que existen animales fototróficos (*Symsagittifera roscoffensis*), verde por su asociación simbiótica con un alga verde conocida como *Tetraselmis convolutae* y, plantas heterotróficas como *Monotropa* (Margulis *et al.*, 1996). Corliss defendió la adopción del Reino Protista en lugar de Protoctista aduciendo su popularidad y simpleza etimológica (Corliss, 1984, 1986). Además, abogó por el uso del término protistas para denotar todas las formas unicelulares y multicelulares del Reino Protista para diferenciarlo de la concepción de Dobell (1911), quien definió Protista como seres con organización unicelular.

Durante las últimas décadas los estudios realizados por Thomas Cavalier-Smith, protozoólogo anglo-canadiense, revelan que tiene validez mantener el término Protozoa para el nombre del Reino de organismos eucariotas, formas de vida más primitivas que animales, plantas y hongos (Cavalier-Smith, 1998). El autor considera que retener el término Protozoa se justifica por el ampliamente uso dado por los biólogos desde el siglo XIX y, además, porque hay valor real en mantener tan cerca como sea posible el significado históricamente dominante. Aunque este significado histórico ha sido malinterpretado desde hace tiempo atrás, como bien lo había apuntado Hogg (1860). **Asimismo, también retiene los términos “inferior” y “primitivo” en la descripción de estos seres en el contexto evolucionario (Cavalier-Smith, 1986), a pesar de que tiempo atrás Clifford Dobell argumentó que los términos “simple, inferior, unicelular y primitivo”,**

habían sido concebidos producto de una mala concepción sobre la teoría celular y la teoría de la evolución orgánica (Dobell, 1911).

Para concluir esta breve historia sobre Protozoa, corroborando lo antes resumido, es interesante recoger la experta opinión del eminente protozoólogo Cavalier-Smith (1993) quien sostiene que, la clasificación de los microorganismos eucariotas, usualmente referidos como protistas han sido sometidos a continuos cambios durante los últimos dos siglos. De hecho, durante los pasados 20-30 años, ha habido una creciente tendencia a dividirlos en varios reinos en lugar de mantenerlos unidos en un solo reino como dicho anteriormente fue propuesto por varios autores en el siglo XIX (Owen, 1858; Hogg, 1860; Haeckel, 1866). A partir de las tres décadas pasadas, nuevos resultados generados por los estudios ultra estructurales primero y luego con el incremento de la disponibilidad de secuencias moleculares, han permitido la aplicación de principios filogenéticos más rigurosos, constituyéndose una valiosa fuente de información para tales estudios. Aunque pareciera haber elementos para subdividir los protistas en varios reinos, Cavalier-Smith (1993) recomienda adoptar una más conservadora aproximación y proponer la inclusión de estos protistas en un simple Reino, Protozoa, con subdivisiones en sub-reinos, infra-reinos, parva-reinos y super-fila. El Reino Protozoa, queda propuesto incluyendo todos los eucariotas distintos a los primitivos amitocondriales Archezoa y los cuatro reinos eucarióticos Animalia, Plantae, Fungi y Chromista, los cuales fueron originados independientemente de los Protozoa (Cavalier-Smith, 1993).

El diagnóstico del Reino Protozoa, refiere a organismos eucariotas, unicelulares, fagotróficos con mitocondria. Aunque podría parecer muy simple la definición, ésta incluye la vasta mayoría de Protozoa y excluye muy pocos. Sin embargo, la misma podría no ser lo suficientemente precisa para definir el reino con exactitud. Una más simple y exacta definición filogenética del Reino Protozoa podría enunciarse como: organismos eucariotas, distintos a aquellos primitivamente desprovistos de mitocondrias y peroxisomas, los cuales carecen de caracteres que definen los cuatro mayores reinos derivados del mismo: Animalia, Fungi, Plantae y Chromista (Cavalier-Smith, 1987).

Claramente, aunque diferenciado de las formas ancestrales de Archezoa y de los cuatro reinos que derivan del Reino Protozoa, es necesariamente mucho más compleja que la de los otros reinos que agrupan los seres vivos. Por otra parte, convertir la anterior definición filogenética en un apropiado diagnóstico descriptivo es complicado, considerando que el reino es más diverso citológicamente que los otros reinos eucariotas y, además, porque dentro de los metacariotas muchos caracteres han sido ganados y/o perdidos polifiléticamente o convergentemente, incluyendo cloroplastos, mitocondrias, peroxisomas, hidrogenosomas y multicelularidad. No obstante, un preciso diagnóstico del Reino Protozoa es posible describiéndolos como: organismos predominantemente unicelulares, eucariotas plasmodiales o fagotróficos coloniales, sin pared en el estado trófico. Primitivamente habiendo poseído mitocondria o peroxisoma y, cuando ambas estructuras han estado ausentes secundariamente (Ej. Parabasalia, Entamoebia y ciliados anaeróbicos), en su lugar han estado presentes hidrogenosomas y/o cuerpos de Golgi.

CLASIFICACIÓN DE LOS EUCARIOTAS: PHYLUM PROTOZOA: PRINCIPALES GRUPOS

En reciente revisión realizada por expertos protozoólogos, Ruggiero *et al.* (2015) presentan un consenso de clasificación de los organismos vivos abarcando un millón seiscientas mil especies, certificadas por más de tres mil opiniones de expertos taxónomos, en un intento por llegar a un unificado y coherente sistema jerárquico de clasificación, conocido como Catálogo de Vida. En ese esfuerzo de colaboración se intentó proveer una clasificación que sirviera no solo como base de datos, sino también como dominio público, cubriendo las necesidades de usuarios mayormente familiarizados con el sistema conceptual Linneano de ordenamiento por relaciones entre taxones (Tabla 1).

Previamente, a partir de la década de 1980 y utilizando conocimientos generados de la biología molecular, los seres vivos fueron separados en tres ámbitos evolutivos diferentes: las Archaeobacterias, las Eubacterias y los Eucariotas. Con relación a los protozoos, luego de las clasificaciones propuestas por Levine *et al.* (1980) han sido numerosos los autores que han realizado nuevas reclasificaciones. En el momento actual la clasificación propuesta por Levine (1980) parece obsoleta y, dado que la Sociedad Internacional de Protozoólogos no se ha pronunciado al respecto, la más adecuada parece la propuesta por Cavalier-Smith (1996) basada entre otros, en criterios moleculares. En la Tabla 1 se detalla el esquema mencionado y publicado por Ruggiero *et al.* (2015), el cual incluye dos super-reinos y siete reinos, identificados como sigue: Super-Reino Procariota (Reino Archaea y Reino Bacteria) y Super-Reino Eucariota con los Reinos: Protozoa, Chromista, Fungi, Plantae y Animalia. En el mismo se mantiene el rango de reino para Protozoa y se detalla su composición, incluyendo rangos desde super-reino hasta orden. Asimismo, para hacer más comprensible la clasificación al lector no especialista se presenta la Tabla 2, como una simplificación de la primera, incluyendo ejemplos de grupos muy conocidos por su cohabitación con organismos del Reino Animalia.

Tabla 1. Propuesta de clasificación jerárquica para el Reino Protozoa. (Incluye rango de super reino hasta orden). Fuente: Ruggiero *et al.*, 2015.

SUPER REINO EUCARIOTA		
REINO PROTOZOA		
SUB REINO EOZOA		
INFRA REINO EUGLENOZOA		
Phylum Euglenozoa		
Subphylum N.N.		
	Clase Diplonemea	Orden Diplonemida
	Clase Kinetoplastea	Orden Bodonida
		Orden Prokinetoplastida
		Orden Trypanosomatida
Subphylum Euglenoida		
	Clase N.N.	Orden Petalomonadida
		Orden Ploetiida
	Clase Euglenophyceae	Orden Euglenida
		Orden Eutreptiida
	Clase Peranemea	Orden Heteronemida
		Orden Peranemida
		Orden Rhabdomonadida
Subphylum Symbiontida		
	Clase Postgaardea	Orden Postgaardida
INFRA REINO EXCAVATA		
Phylum Loukozoa		
Subphylum Eolouka		
	Clase Jakobea	Orden Jakobida
	Clase Tsukubea	Orden Tsukubamonadida
Subphylum Nedouka		
	Clase Malawimonadea	Orden Malawimonadida
Phylum Metamonada		
	Clase Anaeromonadea	Orden Oxymonadida
		Orden Trimastigida
	Clase Carpomonadea	Orden Carpediemonadida
		Orden Chilomastigida
		Orden Dysnectida
	Clase Eopharyngea	Orden Diplomonadida

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

SUPERREINO EUCARIOTA		
REINO PROTOZOA		
SUBREINO EOZOA		
INFRARREINO EXCAVATA		
Phylum Metamonada		
	Clase Eopharyngea	
		Orden Retortamonadida
	Clase Trichomonadea	
		Orden Cristamonadida
		Orden Spirotrichonymphida
		Orden Trichomonadida
		Orden Tritrichomonadida
	Clase Trichonymphea	
		Orden Lophomonadida
		Orden Trichonymphida
Phylum Percolozoa		
Subphylum Pharyngomonada		
	Clase Pharyngomonadea	
		Orden Pharyngomonadida
Subphylum Tetramitia		
	Clase Heterolobosea	
		Orden Acrasida
		Orden Schizopyrenida
	Clase Lyromonadea	
		Orden Lyromonadida
	Clase Percolatea	
		Orden Percolomonadida
		Orden Pseudociliatida
SUBREINO SARCOMASTIGOTA		
Phylum Amoebozoa		
Subphylum Conosa		
	Clase Archamoebae	
		Orden Mastigamoebida
		Orden Pelobiontida
		Orden Rhizomastigida
	Clase Dictyostelea	
		Orden Dictyostelida
	Clase Myxogastrea (= Myxomycetes)	
	Subclase Exosporeae	
		Orden Ceratiomyxida
	Subclase Myxogastria	
	Superorden Columelida	
		Orden Echinosteliida
		Orden Fuscisporida
	Superorden Lucisporida	
		Orden Liceida
		Orden Trichiida

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

SUPERREINO EUCARIOTA	
REINO PROTOZOA	
SUBREINO SARCOMASTIGOTA	
Phylum Amoebozoa	
Subphylum Conosa	
Clase Protostelea	
	Orden Protostelida
Clase Variosea	
	Orden Artodiscida
	Orden Holomastigida
	Orden Phalansterida
	Orden Varipodida
Subphylum Lobosa	
Clase Discosea	
Subclase Flabellinia	
	Orden Dactylopodida
	Orden Himatismenida
	Orden Pellitida
	Orden Stygamoebida
	Orden Trichosida
	Orden Valenida
Subclase Longamoebia	
	Orden Dermamoebida
	Orden Centramoebida
	Orden Thecamoebida
Clase Tubulinea (= Lobosea)	
	Orden Arcellinida
	Orden Echinamoebida
	Orden Euamoebida
	Orden Leptomyxida
	Orden Nolandida
Phylum Choanozoa (con Microsporidia, Animalia y Fungi componen el "Supergrupo Opisthokonta")	
Subphylum Choanofila	
Clase Choanoflagellata	
	Orden Acanthoecida
	Orden Craspedida
Clase Corallochytrea	
	Orden Corallochytrida
Clase Filasterea	
	Orden Ministeriida
Clase Ichthyosporea	
	Orden Dermocystida
	Orden Eccrinida
Subphylum Paramyda	
Clase Aphellidea	

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

SUPERREINO EUCARIOTA	
REINO PROTOZOA	
SUBREINO SARCOMASTIGOTA	
Phylum Choanozoa (con Microsporidia, Animalia y Fungi componen el “Supergrupo Opisthokonta”)	
Subphylum Paramyda	
Clase Aphellidea	
	Orden Aphelldida
Clase Cristidiscoidea	
	Orden Fonticulida
	Orden Nucleariida
Clase Rozellidea	
	Orden Rozellida
Phylum Microsporidia (con Choanozoa, Animalia y Fungi componen el “Supergrupo Opisthokonta”)	
Clase Disporea	
	Orden N.N. (e.g., <i>Nosema</i>)
Clase Metchnikovellea	
	Orden Metchnikovellida
Clase Minisporea (= Microsporea)	
	Orden Minisporida (= Minisporea)
Clase Pleistophorea	
	Orden Pleistophorida
Phylum Sulcozoa	
Subphylum Apusozoa	
Clase Breviatea	
	Orden Breviatida
Clase Thecomonadea	
	Orden Apusomonadida
Subphylum Varisulca	
Clase Diphyllatea	
	Orden Diphyllida
Clase Glissodiscea	
	Orden Mantamonadida
	Orden Planomonadida
Clase Hilomonadea	
	Orden Rigifilida

Tabla 2. Clasificación simplificada del reino Protozoa. (Se incluyen ejemplos de géneros de organismos muy conocidos. Fuente: Sánchez-Acedo, 2000.

IMPERIO EUKARIOTA
Reino Protozoa
Subreino Adctiozoa. Schizopyrenida: <i>Naegleria</i> , Pseudociliatida, etc.
Subreino Dycitiozoa
Rama Parabasalia: Trichomonadida. <i>Trichomonas</i> , <i>Hypermastida</i>
Rama Bikonta
Infrarreino Euglenozoa
Subphylum Kinetoplastida: <i>Trypanosoma</i> , <i>Leishmania</i>
Infrarreino Neozoa
Parvirreino Ciliomixa: <i>Cercomonas</i> , <i>Amastigomonas</i> ; Opalinata: <i>Opalina</i> ; Mycetozoa, etc.
Parvirreino Dinozoa (dinoflagelados)
Phylum Apicomplexa (apicomplejos), <i>Eimeria</i> , <i>Plasmodium</i> , <i>Babesia</i>
Phylum Ciliophora (ciliados): <i>Balantidium</i>
Parvirreino Actinopoda
Heliozoa, Radiozoa
Parvirreino Neosarcodina
Rhizopoda: <i>Acanthamoeba</i>
Parvirreino Entamoebia
Entamoebida, <i>Entamoeba</i>

Para concluir lo referente a la clasificación de los protozoos, consideramos pertinente clarificar suficientemente que, en general, la clasificación biológica o taxonomía tiene como objetivo fundamental simplificar y ordenar la inmensa diversidad de seres vivos dentro de unidades coherentes llamadas taxones, cuyos nombres han sido ampliamente aceptados y sus miembros comparten propiedades importantes; incluyéndose, además, una sintetizada información relacionada con una gran variedad de caracteres morfológicos, moleculares, etológicos y ecológicos. Sin embargo, en la actualidad no existe consenso entre taxónomos en relación con los esquemas de clasificación a utilizar para cubrir el espectro jerárquico entre los seres vivos. Por una parte, debido a la confusión generada a partir de la redefinición propuesta por Henning (1966) de separar los términos cladificación y clasificación, la cual no ha sido universalmente aceptada (Mayr, 2002) y, por la otra, lo conflictivo o falta de evidencia de las relaciones filogenéticas. De hecho, los continuos avances generados por el uso de herramientas analíticas especializadas en las diferentes áreas científicas y sus conclusiones resultantes, requieren constante actualización sobre el conocimiento obtenido de cada individuo constituyente del taxón en cuestión. Asimismo, se concibe que la clasificación biológica puede integrar diversos caracteres basados en datos en un marco filogenético, los que permiten a una amplia comunidad de usuarios utilizar conocimientos diferentes en taxones que comparten propiedades biológicas. Por lo tanto, en la filogenia están las bases para las clasificaciones biológicas, pero todavía existe fuerte debate sobre una explicación satisfactoria para la

divergencia evolutiva y para la información diferente al patrón de las ramas (Stuessy y Hoerandl, 2014).

Finalmente, para comprender esta polémica discusión sugerimos otras lecturas: Schmidt-Lebuhn, 2014; Roskov *et al.*, 2019; Parker, 1982; Vences *et al.*, 2013; David *et al.*, 2012.

PROTOZOOS PARÁSITOS: VISIÓN SOBRE EL PARASITISMO

El término parásito derivado del griego, cuyo significado indica “situado al lado”, parece haber sido conceptualizado biológicamente por veterinarios romanos al observar animales que se alimentaban de otros. El concepto fue siendo aceptado en la medida que fue determinada la naturaleza de la asociación entre los organismos, incluyendo el carácter fisiológico de la misma, su interdependencia bioquímica, llegando a analizar su estabilidad debido a la ganancia mutua de información genética dentro de un contexto ecológico, asumiendo que uno de los organismos involucrados representa el medio del otro (Sánchez-Acedo, 2000). Esta asociación simbiótica entre dos seres vivos de distintas especies ha sido clásicamente definida como parasitismo, refiriéndose a que uno de los organismos, generalmente más pequeño en tamaño, llamado parásito, vive temporal o permanentemente sobre o dentro de otro, llamado hospedador. En el hospedador, el parásito consigue alimento y refugio, pudiendo causar daño potencial dado su estricta dependencia fisiológica y metabólica que ocasiona modificaciones del equilibrio homeostático.

El fenómeno del parasitismo podría asimilarse a un modo peculiar de mega-evolución, resultado de una especiación enmarcada en el mecanismo universal de la evolución (Martínez-Fernández, 1999). El mismo radica en la acomodación y en la supervivencia, midiéndose el éxito del parásito no por los trastornos que causa a su hospedador, sino por su capacidad para adaptarse e integrarse a su medio interno. Por otra parte, desde el punto de vista inmunológico el éxito del parasitismo radica en el logro del parásito de no ser sentido como un ente extraño por el hospedador.

El surgimiento del parasitismo en la historia de los seres vivos parece remontarse a eras tempranas de la evolución del planeta mismo y determinar cuándo se producen los encuentros primero y las asociaciones luego entre seres diferentes, pareciera harto difícil sin caer en el campo especulativo, dada la falta de evidencias paleontológicas que apoyen tal argumento (Price, 1980). Sin embargo, al considerar el origen y edad del parasitismo, existe consenso que los parásitos fueron originalmente organismos de vida libre y sus ancestros lograron encontrar medios bioquímicos y biofísicos para adaptarse, tal como se discute en páginas anteriores con relación al origen de los protozoos en general. De esta manera, parece aceptable lo argumentado por Ayala (1999) con relación al proceso de evolución, considerando la transformación gradual de los organismos reconociéndose las relaciones de parentesco entre especies descendientes de un mismo antepasado. De hecho, la evolución consiste en cambios de la frecuencia génica y en su organización con

la consiguiente adaptación al medio, lo cual, a su vez, supone un cambio en la composición genética de la población, a lo que no escapan los seres considerados en asociaciones íntimas y obligatorias como los llamados parásitos.

Considerando lo anterior, el concepto del fenómeno del parasitismo tiene diversas interpretaciones, según los autores de las mismas conciben la asociación parásito hospedador, bien como el efecto deletéreo del parásito o como una relación ecológica de convivencia mutua entre los organismos asociados.

En este sentido, entre las distintas tentativas de definición, los autores han dejado honda impresión en los usuarios de esta parcela del conocimiento con los siguientes conceptos: **i.** Parasitismo es la asociación de dos seres en la cual uno de ellos se nutre a costa del otro sin producir su destrucción total o parcial inmediata (Fonseca, 1946), **ii.** Un parásito es un organismo que depende fisiológica y metabólicamente de otro organismo, generalmente de mayor talla (Cameron, 1956), **iii.** Parasitismo es un tipo de asociación simbiótica en la cual un organismo, el parásito, vive sobre o dentro de otro organismo, el hospedador, obteniendo sustento en su beneficio, lesionando al hospedador (Huff, 1958), **iv.** Parasitismo es una asociación íntima y obligatoria entre dos organismos, en la cual el parásito depende metabólicamente de su hospedador involucrando un intercambio mutuo de sustancias químicas (Noble y Noble, 1971) y **v.** Parasitismo es una relación directa y estrecha entre dos organismos, el hospedador y el parásito, viviendo el segundo a costa del primero. Esencialmente el hospedador es indispensable para el parásito, el cual moriría si ocurre su separación por falta de nutrientes (Pessoa, 1974).

Como se ve en este conjunto de definiciones, ha existido a través del tiempo amplitud de criterios para definir el fenómeno del parasitismo, algunos de los cuales consideran un encuentro deletéreo para el hospedador en beneficio del parásito. Por otra parte, otros autores dan al concepto un enfoque ecológico, concibiendo el organismo invadido como el medio ambiente del otro (Ferreira, 1973; Lenzi y Vannier-Santos, 2007). En este caso el proceso del fenómeno del parasitismo, considerando la adaptación del parásito en el cuerpo del hospedador, se interpreta de manera semejante a lo que ocurre durante la adaptación de los organismos vivos de vida libre al medio ambiente físico. Siguiendo esta línea de pensamiento, Levine (1968) define la Parasitología como una rama de la Ecología en la que un organismo es el medio ambiente de otro, ampliándose luego el concepto al considerarse un parásito en un órgano del hospedador como un habitante en una comunidad. Asimismo, comparando el área de la ecología encargada del estudio de sistemas de relaciones bióticas, el parasitismo se interpreta como un sistema en el cual un organismo vive sobre o dentro de otro en procura de sustento, vital para su subsistencia. En este sentido medio siglo antes de nuestros días, Barreto (1967) concibe el cuerpo de un ser vivo de mayor talla como un ambiente que ofrece nichos potenciales para otros organismos, los que lo invaden en procura de alimento y abrigo, proporcionando condiciones ideales de sobrevivencia que garanticen su reproducción para su perpetuación como especie. En todo caso, los límites en la relación de tal asociación son impuestas por las necesidades metabólicas del parásito y las respuestas fisiológicas del hospedador. En

este contexto, la amplitud entre los límites de condiciones de vida en que una especie puede existir ha sido denominada valencia ecológica, definiéndose las especies con amplia valencia ecológica como euritopas, las cuales se corresponden con aquellas especies que han logrado adaptación en un amplio rango de hospedadores y que en parasitología se les reconoce como especies eurixénicas; aplicándose el término estenotopas y estenoxénicas para las especies con estrecha valencia ecológica y pequeño rango de hospedadores, respectivamente. Claros ejemplos de especies con comportamiento euritopo (=eurixénico) y estenotopo (=estenoxénico) lo constituyen *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la tripanosomiasis americana o enfermedad de Chagas, adaptado en por lo menos 8 órdenes de mamíferos, y *Trypanosoma lewisi*, adaptado estrictamente al género *Rattus*, respectivamente.

Comprendido de esta manera, los conceptos de valencia ecológica y ecosistema pueden ser aplicados al estudio del fenómeno del parasitismo, concibiendo que los mecanismos de adaptación del parásito al hospedador siguen, en líneas generales, las reglas de adaptación al medio ambiente como condición de sobrevivencia de la especie, involucrando, asimismo, la adaptación del hospedador a la presencia del parásito sobre o dentro del mismo. En este sentido Dubos (1959) considera que humanos, animales y plantas exhiben mecanismos que le permiten resistir infecciones por parásitos, asumiendo que tal resistencia, esencial para su vida, ha sido adquirida a través de procesos de adaptación evolutiva, que son múltiples y diferentes para cada caso, siguiendo en líneas generales procesos similares a la adaptación al ambiente físico-químico.

Indudablemente el proceso de adaptación, explicado anteriormente de manera general, precisa de condiciones de especificidad necesarias para lograr el éxito en la relación parásito-hospedador, las cuales serán fijadas genéticamente y expresadas por los organismos involucrados en cada caso particular. Entre otras condiciones, pareciera indispensable cumplir con etapas o planos de asociación para lograr el establecimiento de la relación entre un endoparásito con su futuro medio ambiente ofrecido por el hospedador, que podrían resumirse como sigue: **i.** El parásito, al coincidir en el espacio y tiempo adecuados con el hospedador, debe entrar en contacto empleando o recibiendo señales específicas de receptores presentes en el hospedador que le permitan una opsonización o aproximación segura. **ii.** Al realizar el complejo proceso de penetración, sorteando exigencias físico-químicas, el parásito debe encontrar un hábitat con condiciones fisiológicas adecuadas para cada estadio de su desarrollo y **iii.** Para lograr un exitoso establecimiento es indispensable que la reacción del hospedador ante la presencia del parásito no interfiera con su normal metabolismo, permitiéndole llegar a su fase de reproducción para garantizar su perpetuación. Cumpliéndose con las condiciones mencionadas, el parásito habrá encontrado un hospedador normal para su perpetuación como especie, constituyéndose un sistema en perfecto equilibrio fisiológico y metabólico en el que el hospedador alberga un cohabitante sin notar su presencia. Este binomio simbiótico, referido en la clásica parasitología como una infección inaparente, oculta y clínicamente silente en los grandes animales, incluyendo a los humanos, pareciera ser el

resultado de una relación ancestral, cuyo producto es la coevolución de dos organismos que han logrado adaptarse hasta encontrar su equilibrio en términos ecológicos, fisiológicos y energéticos (Figura 2). Esta asociación biológica, pareciera más común que lo hasta ahora imaginado, a juzgar por la significativa diferencia detectada en las poblaciones en las que los casos patentes son ampliamente superados por las llamadas infecciones inaparentes (Nicolle, 1933; Garnham, 1980; Añez *et al.*, 2001; 2011).

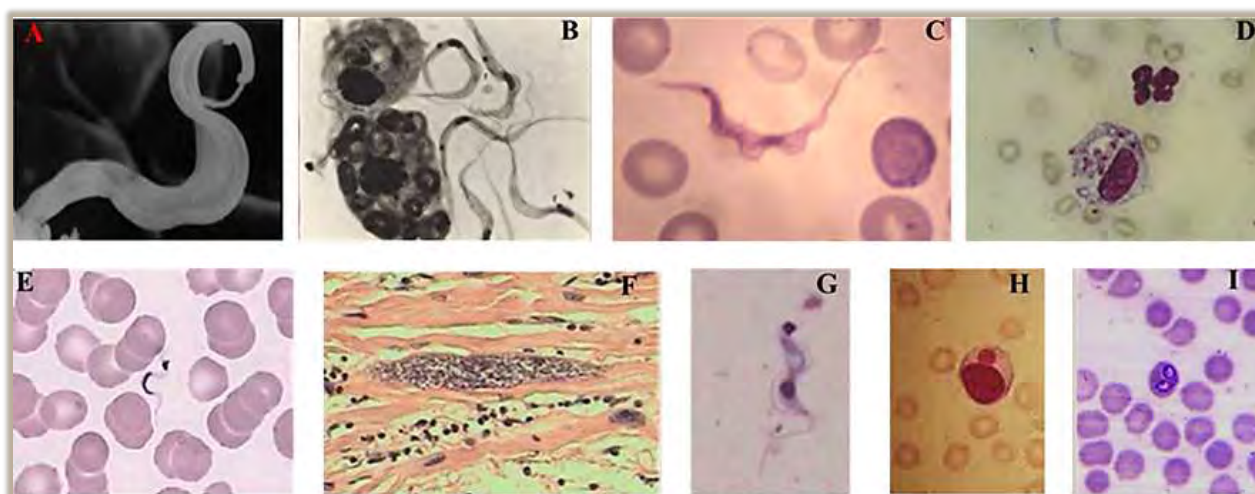


Figura 2. Protozoos parásitos en diferentes formas de asociación con el hospedador. A-C: *Trypanosoma rangeli*: **A**: en glándula salival de un triatomino (foto de microscopía de barrido); **B**: en infección hemolinfática de *Rhodnius prolixus*. Nótense formas del parásito en desarrollo dentro de hemocitos y formas flageladas en la hemolinfa. **C**: Forma sanguícola en infección experimental. **D**: Formas amastigotes de *Leishmania braziliensis* en macrófago de paciente humano con leishmaniasis. E-G: *Trypanosoma cruzi*: **E**: tripomastigote sanguícola en infección de caso humano agudo de enfermedad de Chagas. **F**: nido de amastigotes en fibra cardíaca de caso humano agudo fatal de enfermedad de Chagas. **G**: tripomastigote en líquido pericárdico de paciente humano agudo con derrame pericárdico. **H**: *Ehrlichia canis* en perro con ehrlichiosis. **I**: *Babesia bovis* en ganado vacuno con babesiosis. Fuente: Añez, colección personal.

Todo parece indicar que, en condiciones normales, el parásito y el hospedador constituyen un conjunto en procura de integración. Al respecto, Huff (1958) señala que, la evolución del parásito está ligada íntimamente a modificaciones del hospedador, siendo este último capaz de evolucionar hacia estados de mayor adaptación para tolerar y resistir la presencia del parásito, lo que se interpreta en términos de selección como un proceso con intereses comunes no antagónicos entre ambos organismos. Aun cuando pudiera sonar como una expresión antropocéntrica, el éxito del parásito radica en la sobrevivencia del hospedador, ya que la muerte de éste declara irremediamente la suya, habiendo desarrollado a través del tiempo de coevolución estrategias ecológicas para detectar su

necesidad de incrementar y/o disminuir su población y requerimientos, de acuerdo con la condición del medio que lo mantiene vivo.

Asimismo, pareciera que esa necesidad ha generado una armónica convivencia, evolucionando ambos organismos hacia el intercambio de ventajas por sobre las dificultades que plantea el encuentro de dos especies diferentes.

Lo contrario a lo anteriormente expresado da paso a una desequilibrada relación entre el hospedador y el parásito, generando los conocidos procesos infecciosos de naturaleza variable con cuadros clínicos e inmunológicos reconocidos en la jerga médica como enfermedad.

Para concluir esta parte sobre la adaptación de los protozoos al parasitismo como proceso evolutivo, se acepta el efecto de la acción directa de cambios mutacionales y selección natural en ambos miembros de la asociación simbiótica impuestos durante el tiempo de coevolución para cada miembro en particular y para el conjunto formado desde tiempos ancestrales hasta el presente. Con lo anterior se llama a la reflexión sobre interpretaciones de la relación entre organismos de reciente encuentro, la cual pudo haber sido catastrófica en su inicio, lográndose una armónica y equilibrada coexistencia con el paso del tiempo. Es bien conocido como una regla en parasitología que, a mayor tiempo en la relación parásito-hospedador mayor equilibrio existe en la asociación pasando desapercibidos los posibles efectos del parasitismo detectados en recientes infecciones. Ejemplos de ello lo constituye la casi inocuidad detectada en *Didelphis marsupialis* y/o *D. albiventris* infectados con *Trypanosoma cruzi*, en una relación ancestral de más de 50 millones de años, comparada con la acción del mismo parásito expresado en el hombre con relaciones cercanos a los 10.000 años.

En este sentido, Brace (1970) sintetiza la idea de selección natural como la suma de fuerzas que ocurren naturalmente ejerciendo influencia sobre las relativas posibilidades de sobrevivencia y perpetuación de las múltiples manifestaciones de vida. Sin embargo, las tentativas de simplificación de la ciencia han llevado, muchas veces, a malas interpretaciones y distorsiones de las ideas fundamentales. Con relación a este aspecto Dobzhansky (1955) considera que, desafortunadamente en la descripción del proceso de evolución el uso de metáforas más pintorescas que exactas, incluyendo las tan conocidas **“lucha por la vida”** y **“la supervivencia del más apto”** o **la asociación de la selección natural con consignas sentimentales como “comer o ser comido”**, condujo a que propagandistas y fanáticos maltrataran el darwinismo, asumiendo que la esencia de la selección es que los portadores de diferentes fenotipos en una población contribuyen diferencialmente al acervo de genes de las nuevas generaciones (Ferreira, 1973). En este respecto, Dubos (1959) advierte que muchas veces la tolerancia oportunista puede servir mucho mejor a los intereses mutuos de una asociación simbiótica por el intercambio de las ventajas conseguidas, lo cual puede ocurrir durante procesos de adaptación con relación al medio sea éste, físico o el cuerpo de un ser vivo, animal o vegetal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, S. G. E. 1998. Reductive evolution of resident genomes. *Trends Microbiol.*, 6: 263-268.
- Añez, N., Crisante, G., Rojas, A., Carrasco, H., Parada, H., Yépez, Y., *et al.* 2001. Detection and significance of inapparent infection in Chagas disease in western Venezuela. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 65: 227-232.
- Añez, N., Atencio, R., Rivero, Z., Bracho, A., Rojas, A., Romero, M. y Crisante, G. 2011. Chagas disease inapparent infection in asymptomatic individuals from a Yukpa ethnic community in western Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.*, 51: 59-67.
- Ayala, F. 1999. La teoría de la evolución. Edit. Temas de Hoy. Madrid. ISBN 84-7880-975-9. 215 pp.
- Barreto, M. P. 1967. Aspectos ecológicos da epidemiologia das doenças transmissíveis, com especial referência às zoonoses. *Rev. Bras. Malar. E Doenças Tropicais*, 19: 633-654.
- Brace, C. L. 1970. Os estágios da evolução humana. Zahar Editôra. Rio de Janeiro. 140 pp.
- Calkins, G. 1911. The scope of Protozoology. *Science*, 34: 129-138.
- Cameron, T. W. M. 1956. Parasites and Parasitism. Wiley. New York. 322 pp.
- Cavalier-Smith, T. 1983. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. En: *Endocytobiology II*. Berlin: De Gruyter: 1027–1034.
- Cavalier-Smith, T. 1986. The kingdoms of organisms. *Nature (London)*, 324: 416-417.
- Cavalier-Smith, C. 1987. Molecular evolution eukaryotes with no mitochondria. *Nature*, 326: 332-333.
- Cavalier-Smith, T. 1991. Evolution of prokaryotic and eukaryotic cells. En: G. E. Bittar (ed.), *Foundations of medical cell biology*. J. A. I. Press, Greenwich, Conn., Vol. 1: pp: 217-272.
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 Phyla. *Microbiol Rev*, 57: 953-94.
- Cavalier-Smith, T. 1996. A revised 6-kingdom system of life. *J. Mol. Evol.*, 43: 551-562.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom of life. *Biol. Rev. Cam. Philos. Soc.*, 73: 203-266.
- Copeland, H. F. 1938. The kingdoms of organisms. *Quart Rev. Biol.*, 13: 383-420.
- Copeland, H. F. 1947. Progress report on basic classification. *Amer. Nat.*, 81: 340-361.
- Copeland, H. F. 1956. *The Classification of Lower Organisms*. Palo Alto: Pacific Books. 302 pp.
- Corliss, J. 1984. The Kingdom Protista and its 45 Phyla. *Biosystems*, 17: 87-126.
- Corliss, J. 1986. The kingdoms of organisms from a microscopist's point of view. Trans. Am. Micros. Soc., 105: 1-10.**
- Darwin, C. R. 1859. *On The origin of species*. John Murray, London. 502 pp.
- David, J., Garrity, G.M., Greuter, W., Hawksworth, D., Jahn, R., Kirk, P. *et al.* 2012. Biological nomenclature terms for facilitating communication in the naming of organisms. *ZooKeys*, 192: 67-72. doi: 10.3897/zookeys.192.3347 PMID: 22639540.
- Dobell, C. 1911. The principles of protistology. *Arch. Protist.*, 23: 269-310.

- Dobell, C. 1932. Anthony Van Leeuwenhoek and his little animals. Published by Dover Publications Inc. (1932) ISBN 10: 0486605949 ISBN 13: 9780486605944. Hawthorne, CA, U.S.A. 435 pp.
- Dobzhansky, T. 1955. Genética y el origen de las especies. Ed. Revista de Occidente. Madrid 391 pp. N° de ref. de la librería A14428.
- Dubos, R. 1959. Mirage of Health Utopias, Progress and Biological Change. Anchor Books. New York, Doubleday Inc. 292 pp.
- Ferreira, L. F. 1973. O fenómeno do parasitismo. Rev. Soc. Bras. Med. Trop., 7(4): 261-277.
- Fonseca Filho, O. 1946. Parasitología general. Ediciones Morata. Madrid, España.
- Garnham, P. C. C. 1980. The **significance of inapparent infections in Chagas' disease and other forms of trypanosomiasis**. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 75: 181-188.
- Gupta, R. S. 1998. Protein phylogenies and signature sequences: a reappraisal of evolutionary relationships among archaea-bacteria, eubacteria and eukaryotes. Microbiol. Mol. Biol. Rev., 62: 1435-1149.
- Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Vol. II. Berlin: Georg Reimer.
- Haeckel, E. 1869. Monograph of Monera. Quarterly J. Micros. Sci., 9: 27-42, 113-134, 219-232, 327-342.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics (translated by Davis D y Zangerl R. Champaign-Urbana: University of Illinois).
- Hogg, J. 1860. On the distinctions of a plant and an animal and on a Fourth Kingdom of Nature. Edinburgh New Phil. J., NS, 12: 216-225.
- Huff, C. G. 1958. An approach toward a course in the principles of Parasitism. J. Parasit., 44: 28-45.
- Kuhn, T. S. 1970. The structure of scientific revolution, 2da. Ed. The University of Chicago. Chicago. 210 pp.
- Lenzi, H. y Vannier-Santos, M. 2007. Interface parasito-hospedeiro: Coabitologia-Uma visão diferente do fenómeno parasitismo. En: **Coura, J. (Ed.). Dinâmica das doenças infecciosas e parasitárias. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro: 19-44 pp.**
- Levine, N. D. 1968. Ecology and host-parasite relationship. En: Weinman, D. y Ristic, M. (Eds): Infectious Blood Diseases of Man and Animals. Vol. 1. Academic Press. New York, London. Pp: 3-21.
- Levine, N.D., Corliss, J. O., Cox, F. E. G., **et al.** 1980. A newly revised classification of the Protozoa. J. Protozool., 27: 37-58.
- Margulis, L. 1996. Archaeal–eubacterial mergers in the origin of Eukarya: phylogenetic classification of life. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 1076, 93: 1071.
- Martínez-Fernández, A. 1999. El parasitismo y otras asociaciones biológicas. Parásitos y hospedadores. Parasitología Veterinaria. Mc Graw-Hill. Interamericana. Pp: 22-38.
- Mayr, E. y Bock, W. J. 2002. Classifications and other ordering systems. J. Zoolog. Syst. Evol. Res., 40: 169-194.
- Nicolle, C. 1933. Les infections inapparentes. Scientia, 33: 181-271.

- Noble, E. R. y Noble, G. A. 1971. Parasitology. The biology of animal parasites. 3ra. Ed., Philadelphia Ed. Lea y Febiger. 767 pp.
- Owen, R. 1858. Palaeontology. En: Encyclopedia Britannica, 8th Ed., 17: 91-176.
- Owen, R. 1860. Palaeontology. Adam y Charles Black Ed. Edinburgh. 420 pp.
- Parker, S. P. (Ed.) 1982. Synopsis and classification of living organisms. Vol. 1 y 2. New York: McGraw Hill. 1362 pp.
- Pessoa, S. B. 1974. Parasitología médica. Rio de Janeiro, Guanabara, Koogan. 1002 pp.
- Portier, P. 1918. Les Symbiotes, Masson (Paris): 315 pp.
- Price, P. W. 1980. Evolutionary Biology of Parasites. Princeton University Press. 230 pp.
- Ragan, M. 1997. A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protist., 148: 225-243.
- Roskov, Y., Ower, G., Orrell, T., Nicolson, D., Bailly, N., Kirk, P. M., Bourgoin, T., DeWalt, R. E., Decock, W., Nieukerken van, E., Zarucchi, J. y Penev, L. (Eds.) 2019. Species 2000 y ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Rothschild, L. 1989. Protozoa, Protista, Protoctista: what's in a name? J. Hist. Biol., 22: 277-305.**
- Ruggiero, M. A., Gordon, D. P., Orrell, T. M., Baill, N., Bourgoin, T. Brusca, R. C., *et al.* 2015. A Higher-Level Classification of All Living Organisms. PLoS ONE, 10(4): e0119248. doi: 10.1371/journal. Pone.0119248.
- Sánchez-Acedo, C. 2000. Origen y evolución del parasitismo. Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza. Zaragoza, España: 112 pp.
- Scamardella, J. M. 1999. Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms Protozoa, Protista and Protoctista. Intern. Microbiol., 2: 207-216.
- Schmidt-Lebuhn, A. N. 2014. "Evolutionary" classifications do not have any information content: a reply to Stuessy and Hoerandl. Cladistics, 30: 229-231.**
- Stuessy, T. F. y Hoerandl, E. 2014. The importance of comprehensive phylogenetic (evolutionary) classification: a response to Schmidt-Lebuhn's commentary on paraphyletic taxa. Cladistics, 30: 291-293.
- Vences, M., Guayasamin, J. M., Miralles, A. y De la Riva, I. 2013. To name or not to name: criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. Zootaxa, 3636: 201-244.
- Siebold von, C. T. 1854. Anatomy of the Invertebrata. Boston: Gould and Lincoln. Pp.648-650.
- Whittaker, R. H. 1957. The kingdoms of the living world. Ecology, 38: 536-538.
- Whittaker, R. H. 1959. On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol., 34: 210-226.
- Wilson, T. y Cassin, J. 1863. On a third kingdom of organized beings. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil., 15: 113-121.

CAPÍTULO 6

REINO CHROMISTA

Jaime E. Péfaur

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
Correo: jaime.pefaur@gmail.com

La descripción de pequeños seres, también llamados microbios, se la debemos principalmente a los microbiólogos, quienes con el uso de las diversas versiones del microscopio abrieron el campo de estudio de los seres unicelulares. A lo largo de la historia de la biología, apreciamos que hubo excelentes avances gracias a relevantes investigadores microscopistas, incluyendo entre otros, a Anton van Leeuwenhoek, el padre de la Microbiología, quién por primera vez describió a seres unicelulares; continuando con Ernst Haeckel, quién describió el taxón Monera, donde asentó a las bacterias, y agregando profundos estudios acerca de los foraminíferos; luego a Herbert F. Copeland, quien propuso cuatro reinos donde destacaba el Reino Protoctista, que incluía hongos, protozoos, algas rojas y marrones; para ser seguido por Robert H. Whittaker, quien describió al Reino Protista, el cual contenía solo seres unicelulares, con una división entre unicelulares nucleados y anucleados; y luego a Carl R. Woese y George Fox, quienes separaron a los procariotas en dos grupos diferentes: las arqueas y las bacterias clásicas; hasta llegar a Thomas Cavalier-Smith, quién en 1981 propuso un nuevo reino, el Reino Chromista, donde incluyó a una diversidad de seres pequeños, diversos y complejos.

Los cromistas son un grupo monofilético, de seres eucariotas unicelulares, pudiendo conformar colonias multicelulares, entre los cuales algunos presentan metabolismo autótrofo, basado en el uso de la clorofila, y otros presentan metabolismo heterótrofo, puesto que son simbioses o depredadores. Los cromistas autótrofos incluyen organismos unicelulares, como las diatomeas, dinoflagelados, algas doradas, haptófitas y criptófitas, y organismos pluricelulares, como las algas pardas, todos los cuales desarrollan capacidad fotosintética, dado que sus paredes celulares contienen celulosa. Entre los cromistas heterótrofos se encuentran otros diversos organismos unicelulares, como ciliados, foraminíferos, radiolarios, heliozoos, y oomicetos y apicomplexa; a éste último pertenecen los parásitos apicomplejos que presentan un ciclo de vida intracelular obligado durante su fase proliferativa.

En este reino quedan incluidos fagoheterótrofos secundarios (ciliados, varios dinoflagelados, Opalozoa, Rhizaria, heliozoos), así como osmótrofos (Pseudofungi, Labyrinthulea), que antiguamente se consideraban protozoos u hongos, respectivamente, más algunos endoparásitos (por ejemplo, Sporozoa) y todas las algas cromatofitas (otros dinoflagelados, cromeroides, ocrofitos, haptofitos, cryptofitos) (Cavalier-Smith, 2018).

A pesar de esta resaltante diversidad, los cromistas están unidos monofiléticamente por compartir un plan corporal ancestral con: 1) un esqueleto que comprende alvéolos corticales con microtúbulos subpelliculares a nivel mitocondrial, y 2) cloroplastos de origen en algas rojas dentro del sistema de endomembranas, con particular topología de sus membranas y un particular mecanismo de importación de proteínas (Cavalier-Smith, 2018). Una característica morfológica presentada por la gran mayoría de los cromistas, es la posesión de algún tipo de cubierta celular, lo que les permite tener una forma definida, cierta rigidez y una protección para los embates del medio ambiente externo. Un gran número de especies acuáticas unicelulares poseen cilios que sobresalen a través del exoesqueleto; su movimiento les permite desplazarse de manera limitada debido a la oposición de las corrientes acuáticas.

La diversidad de especies en este Reino es muy alta, las cuales ocupan casi todos los ambientes de la Tierra, tanto hábitats terrestres como acuáticos, e incluso acanzando el medio interno de otros organismos. Existen unas 180.000 especies de cromistas reconocidas; de ellas, hay probablemente más de 150.000 especies de vida libre, siendo las diatomeas las más especiosas, con aproximadamente 100.000 especies, y los foraminíferos, con más de 10 mil especies vivientes y unas 40.000 especies fósiles (Corliss, 2000; en Cavalier-Smith, 2018). Los cromistas parásitos pudieran ser unas diez veces más que estas cantidades, ya que probablemente algunos de ellos infectan a cualquier animal, tanto vertebrados como invertebrados, mientras que otros infectan a diversas plantas, otros infectando a protozoos e incluso a otros cromistas. Probablemente, solo los virus y las bacterias pudieran ser más numerosos que ellos.

Entre los miembros de este Reino se incluyen a la mayoría de las algas y a los antiguos protistas heterotróficos, sean que vivan en aguas marinas y/o continentales o bien que sean habitantes del suelo en diversos horizontes o profundidades, así como a algunos agentes responsables de enfermedades humanas (como el apicomplejo *Plasmodium*, causante de la malaria y la muy común enfermedad blastocistosis (provocada por *Blastocystis* spp.) o veterinarias (como el apicomplejo *Toxocara*, causante de la toxoplasmosis) y *Babesia* spp. (responsable de la babesiosis) (Cazorla-Perfetti, 2014, 2018), e igualmente responsables de enfermedades de vegetales, como el oomiceto *Phytophthora*, cuyas especies son fitopatógenos del suelo que afectan cultivos de importancia económica en diferentes regiones del mundo, particularmente en aquellos que producen caña de azúcar o solanáceas (tabaco, papas, tomates), piñas y cítricos, e incluso algunas plantas ornamentales (Vaillant Flores y Gómez Izaquirre, 2009). Otros oomicetos, como *Saprolegnia parasitica* provocan enfermedades (saprolegniosis) en los peces y sus huevos (Watkinson et al., 2016).

La múltiple diversidad morfológica de los cromistas mantuvo a su clasificación taxonómica como incierta hasta los años 90 del siglo pasado, cuando a este grupo se le asignaba una sistemática y una filogenia en el Árbol de la Vida un tanto equivocada. Así, parte de ellos era clasificado como plantas, otra parte era considerada como animales, e incluso, algunos estaban reseñados junto a los hongos (Watkinson et al., 2016). Hoy, estos

eucariotas conforman un grupo aparte, el Reino Chromista, cuya clasificación más reciente ha sido presentada por Cavalier-Smith (2015, 2018), con una organización basada en dos subreinos: Harosa y Hacrobia; donde, el primero, contiene dos infrarreinos: Halvaria y Rhizaria, con varios phyla incluidos; mientras en el segundo subreino, no existen infrarreinos sino tan solo dos phyla: Cryptista y Haptista. Aun cuando la clasificación propuesta por Cavalier-Smith en 2018 es en extremo compleja, por la diversa nomenclatura utilizada para los taxa comprometidos, el mismo autor manifiesta una alta valoración para el taxón Phylum, destacando en varias publicaciones la solidez taxonómica de los ocho phyla componentes del Reino Chromista. Anteriormente, en 2015, Ruggiero *et al.* presentaron una clasificación para el Reino Chromista, a como estaba conceptuada en aquel entonces (Anexo 1); hoy, esa clasificación fue superada y reemplazada por la presentada por Cavalier-Smith en 2018 (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificación de los componentes del Reino Chromista hasta el nivel de Superclase (Cavalier-Smith, 2018). Obsérvese el significado de las letras (a), (b) y (c), indicado al final de la Tabla.

REINO CHROMISTA
SUBREINO HAROSA Cavalier-Smith, 2010
INFRARREINO HALVARIA Cavalier-Smith, 2013
Superphylum Heterokonta Cavalier-Smith, 1981
Phylum Gyrista Cavalier-Smith, 1998 stat. n.
Subphylum Ochrophytina (a) Cavalier-Smith, 1986
Infra Phylum Chrysista (a) Cavalier-Smith, 1991
Infrarreino Rhizaria Cavalier-Smith, 2002 em. 2003
Phylum Cercozoa Cavalier-Smith 2008 em.
Subphylum Reticulofilosa (b) Cavalier-Smith, 1997
Subphylum Monadofilosa Cavalier-Smith, 1997
Superclase Eoglissa Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Oates, 2011
Superclase Ventrifilosa Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Karpov, 2012
Phylum Retaria Cavalier-Smith, 1999 em.
Subphylum Endomyxa Cavalier-Smith, 2002
Superclase Marimyxia supercl. n.
Superclase Proteomyxia Lankester, 1885 ex Cavalier-Smith, 2017 stat. n.
Subphylum Ectoreta subphyl. n.
Infraphylum Foraminifera D’Orbigny, 1826 ex Cavalier-Smith 2017 stat. n.
Infraphylum Radiozoa Cavalier-Smith, 1987 em. 2003 stat. n.
Superclase Polycystinia Ehrenberg, 1838 stat. n.

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

SUBREINO HACROBIA Okamoto <i>et al.</i> ex Cavalier-Smith, 2010
Phylum Cryptista Cavalier-Smith, 1989 em. 2015
Subphylum Rollomonadia Cavalier-Smith, 2013
Superclase Cryptomonada Cavalier-Smith, 2004 (as sub <i>Phylum</i>) stat. n. 2015
Superclase Leucocrypta Cavalier-Smith, 2004 (as sub <i>Phylum</i> stat. n. 2015: Kathablepharids)
Subphylum Palpitia Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Chao, 2012
Subphylum Corbihelia Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Chao, 2015
Superclase Endohelia Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Chao, 2015
Superclase Corbistoma Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Chao, 2015
Phylum Haptista Cavalier-Smith, 2003 stat. n. 2015
Subphylum Haptophytina Cavalier-Smith en Cavalier-Smith y Chao, 2015
Subphylum Heliozoa Haeckel, 1866 stat. n. Cavalier-Smith en Cavalier-Smith <i>et al.</i> , 2015

- (a) Taxa que son, con certeza, ancestralmente fotosintéticas.
 (b) Probablemente parafiléticas.
 (c) Se convalida este clado como un Infraphylum; Cavalier-Smith y Scoble (2013), inadvertidamente, no colocaron referencias para su diagnóstico.

El origen de los cromistas se habría iniciado a través de un proceso de esclavitud de algas rojas fagocitadas, rodeando a los plastidios por dos extra membranas, colocándolos dentro del sistema endomembranoso, para lo que necesitaron elaborar un novedoso mecanismo metabólico funcionando como un sistema importador de proteínas. El origen se remonta a más de 1.700 millones de años atrás. Los cromistas más ancestrales fueron cromofitas planctónicas fotofagotróficas biciliadas con clorofila c2 y alvéolos corticales, entre otras características, y los primitivos retuvieron la fagotrofía, con una reversión repetida a la heterotrofía, a través de la pérdida de cloroplastos (Cavalier-Smith, 2018).

La compleja filogenia de este reino ha sido presentada por el mismo autor proponente del Reino, quien señala que Chromista, junto a Plantae, conformarían el Subdominio Corticata dentro de los eucariotas (Eukarya). Los cromistas habrían tomado su origen en algas antiguas, para dar origen más tarde a los subreinos Harosa y Hacrobia, luego de sufrir trasgresión de proteínas periplastídicas desde algas Rhodophyta, con pérdida de cilios y centriolos (Figura 1).

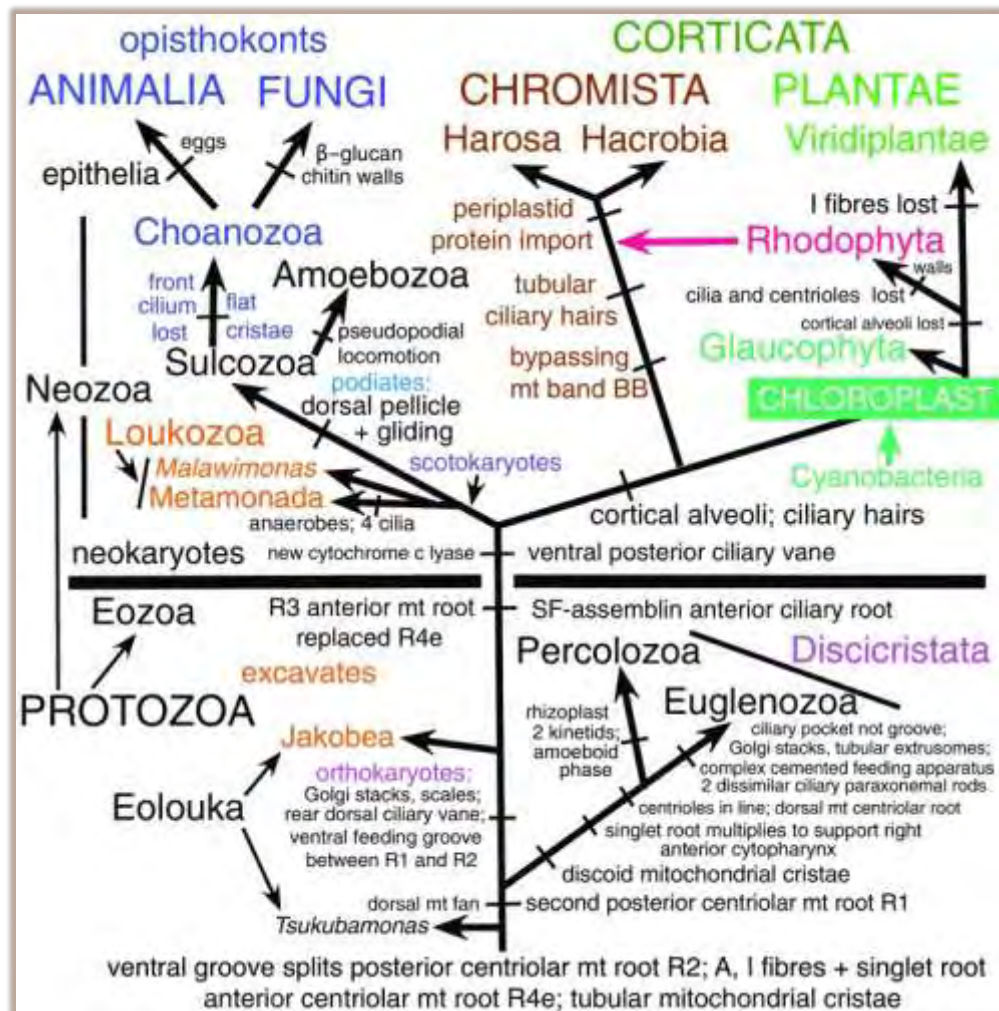


Figura 1. Pasos esquemáticos de la evolución de Chromista, dentro del ámbito de Corticata que junto a Opisthokontia, conforman el Dominio Eukarya. Destaca la relación con Viridiplantae y con opisthokontios, y la trasgresión de proteínas periplastídicas desde algas Rhodophyta. Fuente: Cavalier-Smith (2018).

Las relaciones entre los grupos taxonómicos mayores de los cromistas (subreinos, infrarreinos, superphyla, phyla), así como las relaciones entre clases, las esboza Cavalier-Smith (2018): están compuestos taxonómicamente por cuatro clados, que corresponden a los taxa Heterokonta, Alveolata, Rhizaria y Hacrobia, cada uno de los cuales involucran planos corporales, modos de alimentación, motilidad y modos de vida distintos, y que, a su vez, cada cual se dividió tempranamente en dos phyla y subphyla con particulares estructuras celulares (ver Figura 2). De los ocho phyla existentes en el reino, dos pertenecen al Superphyla Alveolata, y dos al Superphyla Heterokonta, mientras otros dos pertenecen al Infrarreino Rhizaria y otros dos al Subreino Hacrobia (Tabla 2).

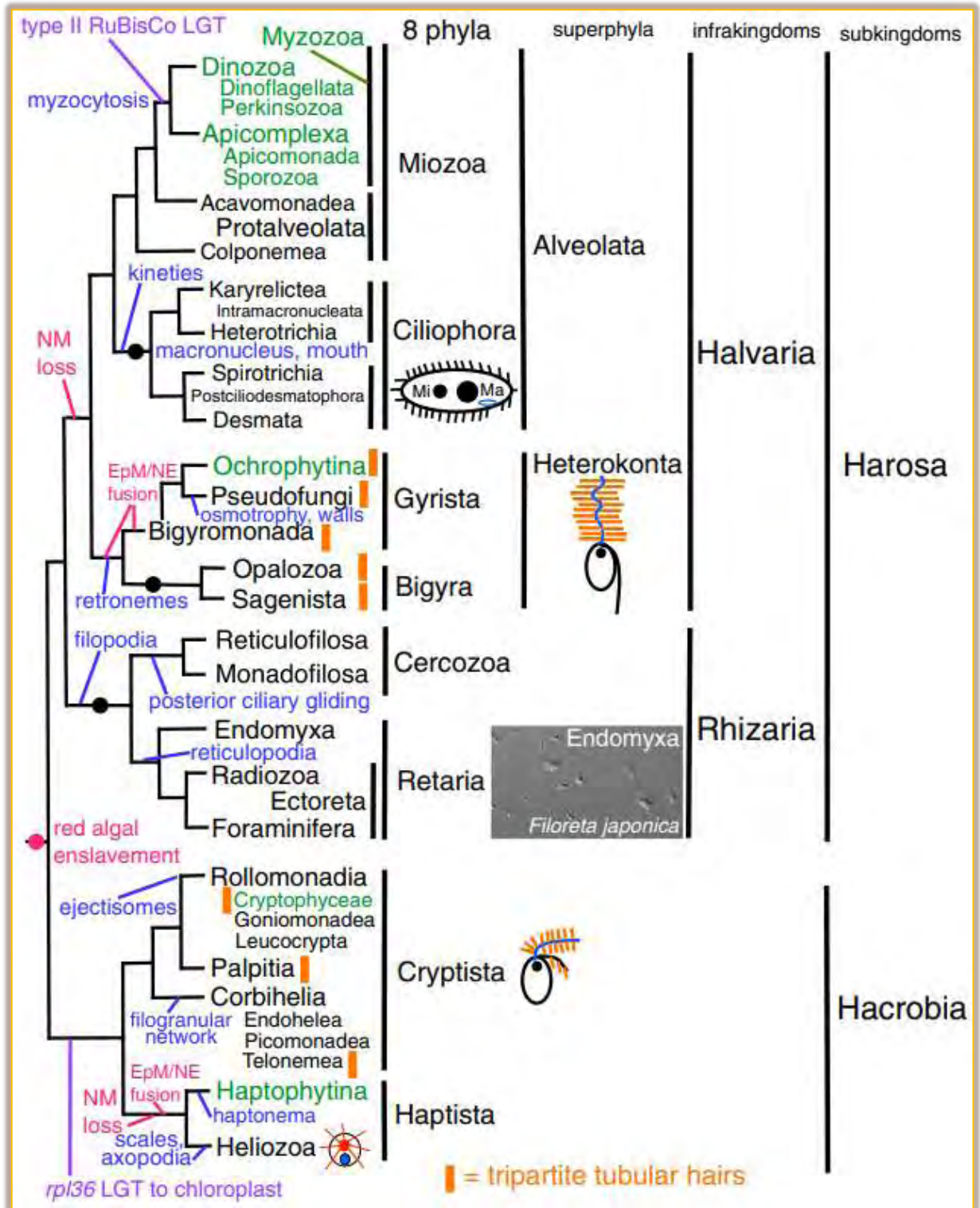


Figura 2. Relaciones entre los grupos taxonómicos mayores de los cromistas (subreinos, infrarreinos, superphyla, phyla y clases). Fuente: Cavalier-Smith (2018).

Tabla 2. Los ocho Phyla del Reino Chromista, con los autores y fechas de sus descripciones (según Cavalier-Smith, 2018).

Phylum Gyrista	Cavalier-Smith, 1998 stat. n.
Phylum Bigyra	Cavalier-Smith, 1998 em. 2006
Phylum Miozoa	Cavalier-Smith, 1987
Phylum Ciliophora	Doflein, 1901
Phylum Cercozoa	Cavalier-Smith 2008 em.
Phylum Retaria	Cavalier-Smith, 1999 em.
Phylum Cryptista	Cavalier-Smith, 1989 em. 2015
Phylum Haptista	Cavalier-Smith, 2003 stat. n. 2015

La amplia diversidad taxonómica de los cromistas y su extraordinaria ocupación de los más diversos ambientes de la Tierra, hace de ellos seres importantes para los procesos biológicos y químicos de los ecosistemas. El conocimiento de la estructura y fisiología de los cromistas, así como del papel que juegan en los ecosistemas, hace a este grupo un elemento clave incluso en el entendimiento de la evolución de la biodiversidad del planeta Tierra. Si bien muchas especies de este reino, han sido conocidas desde antiguo por sus efectos en las actividades humanas, su ubicación en el Reino Chromista es tan solo reciente, a tal punto que aún entre los científicos que trabajan con seres vivos existe una falta de reconocimiento de su clasificación taxonómica. Por ello, hay clamores para difundir la sistemática de este grupo. Incluso en Venezuela, se han propuesto actividades editoriales para incrementar su difusión (Cazorla-Perfetti, 2018).

El papel ambiental del grupo mayoritario de los cromistas, diatomeas (Figura 3) y foraminíferos (Figura 4), es ser principales productores primarios, formando parte del primer escalón ecológico de las cadenas tróficas de los ecosistemas acuáticos, realizando fotosíntesis y formando materia orgánica a ser aprovechada por los consumidores en los siguientes eslabones ecológicos; adicionalmente capturan dióxido de carbono y liberan oxígeno, contribuyendo a mantener el equilibrio atmosférico, regulando la temperatura y humedad ambiental. En relación a la importancia de los cromistas hacia la sociedad humana, se tiene que en el campo geológico, es de amplio reconocimiento que los foraminíferos fósiles son indicadores económicos ambientales, al generar estratos por acúmulo de sus esqueletos calcáreos en las profundidades del suelo, teniendo una importancia capital en el descubrimiento de yacimientos o pozos petrolíferos (Ayala-Omaña, s/f; Fernandes, 2006) , y por ende en el desarrollo de la economía de los países productores de petróleo. En tanto que, en el campo de la salud pública, son de preocupación sanitaria permanente por su condición patógena, al parasitar animales y plantas, impactando en la salud agrícola, ganadera y piscícola (Figura 5), así como en la actividad veterinaria de mascotas. Incluso, en el moderno campo de la búsqueda de nanomateriales, se encuentra el potencial de uso de diatomeas silíceas en microchips para resolver necesidades de la industria electrónica (Mishra *et al.*, 2017).

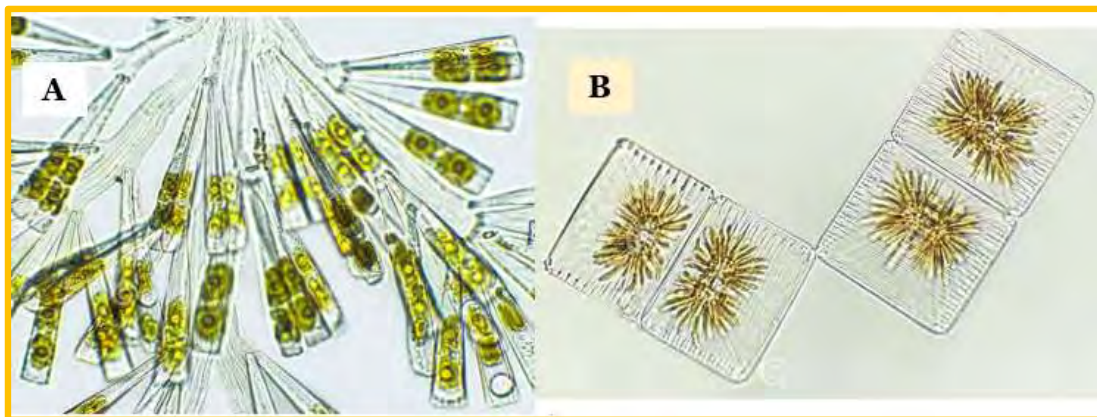


Figura 3. Diatomeas planctónicas: A) *Licmophora* sp., y B) *Striatella unipunctata*.
Fuente: <https://www.google.com/search?q=dibujo+diatomea+partes&tbm=isch&hl=es-419&a=X&ved=2ahUKewjj69Gii9r8AhWLoYQIHeO2AzwQtI88KAB68AgAEC8>

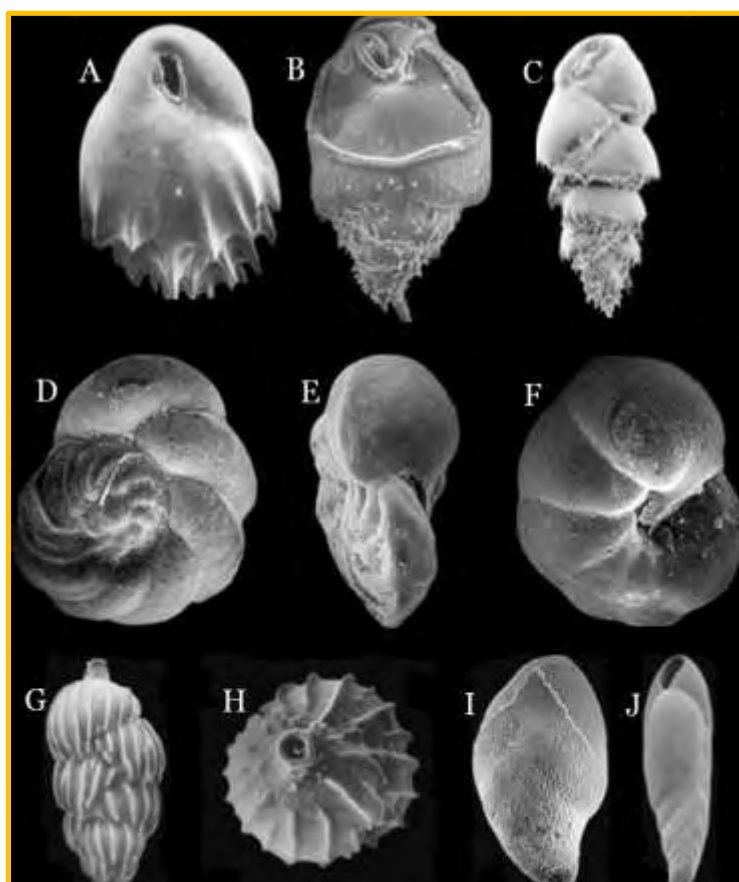


Figura 4. Foraminíferos bentónicos: **A.** *Bulimina inflata*, Vista de abertura; **B.** *Bulimina marginata*, Vista lateral; **C.** Vista lateral. **D.** *Cancris inflatus*, Vista dorsal; **E.** Vista ventral; **F.** Vista lateral. **G.** *Uvigerina peregrina*, Vista lateral; **H.** Vista de abertura. **I.** *Virgulinitella rotundata*, Vista dorsal; **J.** Vista de abertura.
Fuente: Figueroa *et al.*, 2005.

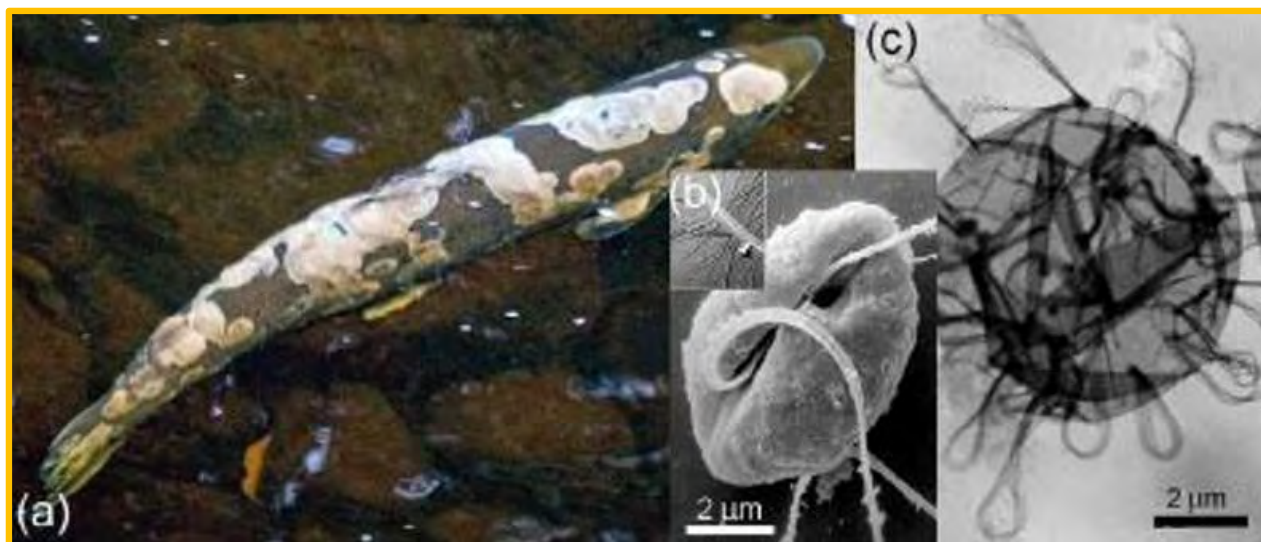


Figura 5. a) Trucha *Salmo trutta* enferma de saprolegniosis, mostrando las lesiones producidas por el oomiceto *Saprolegnia parasitica*. b) espora secundaria de *Saprolegnia parasítica*. c) un quiste secundario de *Saprolegnia parasítica*. Fuente: Watkinson *et al.*, 2016.

El proceso de descubrimiento de nuevas especies de cromistas está aún en auge, incluyendo los que ocurren en los diversos ambientes de Venezuela, que cuenta, hasta la fecha con 1.035 especies catalogadas, solo entre los foraminíferos, de las cuales 271 son endémicas, y dada la relativamente reciente creación de este reino, hace que su taxonomía sea preliminar y modificable pero no definitiva. De allí que, en un futuro cercano, deberíamos esperar mayores cambios taxonómicos, como a la vez, una mejor comprensión de la biología y la sistemática del Reino Chromista (Cavalier-Smith, 2018).

Nota: Se agrega en Anexo 1 la clasificación del Reino Chromista, según la propuesta de Ruggiero *et al.* (2015).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS CITADAS Y RECOMENDADAS

- Ayala-Omaña, R. I. 2012. Diversidad de Foraminíferos: Animales Unicelulares de Importancia Estratigráfica y Económica. Capítulo 5. Pp: 96 - 109. En: Sánchez-Villagra, M.R. (Ed). Venezuela Paleontológica. Evolución de la biodiversidad en el pasado geológico. Zürich: Universität Zürich. Pp: 335–346.
- Carvajal-Chitty, H. 2022: Diversidad de Foraminíferos en Venezuela. v1.20. Caribbean OBIS Node. Dataset/Occurrence. https://ipt.iobis.org/caribbeanobis/resource?r=foraminifera_venezuela&v=1.20
<https://doi.org/10.15468/k78gtj>.
- Cavalier-Smith, T. 2018. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*, 255(1): 297-357.
- Cavalier-Smith, T. 2013. Symbiogenesis: mechanisms, evolutionary consequences, and systematic implications. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 44:145–172.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biol. Lett.*, 6(3): 342-345.
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*, 14: 461-481.
- Cavalier-Smith, T., Chao, E. y Lewis, R. 2015. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 331-362.
- Cazorla-Perfetti, D. 2018. El Reino Chromista. Saber, Universidad de Oriente, Venezuela, 30: 171-175.
- Cazorla-Perfetti, D. 2014. ¿*Blastocystis* sp. o *B. hominis*? ¿protozoario o chromista? Saber, Universidad de Oriente, Venezuela, 26(3): 343-346.
- Corliss J. O. 2000. Biodiversity, classification, and numbers of species of protists. En: Raven, P.H. (Ed). *Nature and human society: the quest for a sustainable world*. National Academy, Washington, DC. Pp: 130–155.
- Fernandes, J. 2006. Evolución paleoambiental de la formación Cubagua (Península de Araya) a partir de patrones de distribución de morfogrupos de foraminíferos béticos. *Rev. Fac. Ing. UCV*, 21 (3): 45-56.
- Figueroa, S., Marchant, M., Giglio, S. y Ramírez, M. 2005. Foraminíferos Bentónicos Rotalinidos del Centro Sur de Chile (36°S - 44°S). *Gayana (Concepc.)* 69(2): 329-363.
- Hagen, J. 2012. Five kingdoms, more or less: Robert Wittaker and the broad classification of organisms. *BioScience*. Pp: 67-74.
- Margulis, L. 2011. Symbiogenesis. A new principle of evolution. Rediscovery of Boris Mikhaylovich Kozo- Polyansky (1890–1957). *Paleontological Journal*, 44(12): 1525-1539. doi:10.1134/S0031030110120087.
- Mishra, M., Arukha, A., Bashir, T., Yadav, D. y Prasad, G. 2017. All new faces of Diatoms: Potential source of nanomaterials and beyond. *Front. Microbiol.*, 8(1239): 1-8.

- Molina, C. y Péfaur, J.E. 2010. Declinación de poblaciones de anfibios: una revisión bibliográfica comentada (1960 - 2000). *Rev. Ecol. Lat. Am.* 15 (3): 31-46.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T. **et al.** 2015. A higher-level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10(6).
- Vaillant Flores, D. I. y Gómez Izaquirre, G. 2009. Incidencia de *Phytophthora nicotianae* y *Phytophthora infestans* en Cuba. *Agricultura Técnica en México*, 35(2 1): 219-223.
- Watkinson, S., Boddy, L. y Money, N. 2016. *The Fungi*. Third Edition. Elsevier, Amsterdam.

Anexo 1. Clasificación del Reino Chromista según Ruggiero *et al.*, 2015.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
Eukaryota												
	Chromista											
		Hacrobia										
					N.N.				Endohelea			
												Heliomonadida
												Microhelida
									Picomonadea			
												Picomonadida
									Telonemea			
					Cryptista							
						Palpitia						
									Palpitea			
						Rollomonadia						
									Cryptophyceae			
												Cryptomonadales
												Pyrenomonadales
												Tetragonidiales
									Goniomonadea			
												Goniomonadida
									Leucocryptea			
												Katablepharida
												Palpitida
					Haptophyta							
									Coccolithophyceae [= Prymnesiophyceae]			
												Coccolithales
												Coccosphaerales
												Isochrysidales
												Phaeocystales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Haptorida
												Pleurostomatida
										Trichostomatia		Entodiniomorphida
												Macropodiniida
												Vestibuliferida
									Spirotrichea			
										Choreotrichia		Tintinnida
										Hypotrichia		Euplotida
												Kiitrichida
										Licnophoria		Licnophorida
										Oligotrichia		Strombidiida
										Protocruziida		Phacodiniida
												Protocruziida
										Stichotrichia		Sporadotrichida
												Stichotrichida
												Urostylida
									Nassophorea			Colpodidiida
												Microthoracida
												Nassulida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Synhymeniida
									Oligohymenophorea			
										Apostomatia		
												Apostomatida
												Astomatophorida
												Pilisuctorida
										Astomatia		
												Astomatida
										Hymenostomatia		
												Ophyroglenida
												Tetrahymeniida
										Peniculia		
												Peniculida
												Urocentrida
										Peritrichia		
												Mobilida
												Sessilida
										Scuticociliatia		
												Philasterida
												Pleuronematida
												Thigmotrichida
									Phyllopharyngea			
										Chonotrichia		
												Cryptogemmida
												Exogemmiida
										Cyrtophoria		
												Chlamyodontida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Dysteriida
										Rhynchodia		Hypocomatida
												Rhynchodida
										Suctoría		Endogenida
												Evaginogenida
												Exogenida
									Plagiopylea			Odontostomatida
												Plagiopylida
									Prostomatea			Prorodontida
												Prostomatida
									Postciliodesmatophora			
									Heterotrichea			
												Heterotrichida
									Karyorelictea			
												Loxodida
												Protoheterotrichida
												Protostomatida
					Miozoa							
						Myzozoa						
							Apicomplexa					
								Apicomonada				
									Apicomonadea			
												Chromerida
												Colpodellida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Voromonadida
								Sporozoa				
									N. N			
												Blastogregarinida
									Coccidiomorpha			
										Coccidea		
												Agamococcidida
												Eimerida
												Ixorheida
										Coleotrophia		
												Coleotrophiida [= Protococciida]
										Hematozoa		
										Aconoidia		
												Nephromycida
												Piroplasmida
												Haemosporidia
												Hemosporida
										Gregarinomorpha		
										Cryptogregararia		
												Cryptogregarida (<i>Cryptosporidium</i>)
										Histogregararia		
												Histogregarida
										Orthogregarinia		
												Arthrogarida
												Vermigregarida
										Paragregarea		
												Archigregarinida
												Stenophorida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Velocida
							Dinozoa					
								Dinoflagellata				
									Dinophyceae			
										N. N.		
												Actinicales
												Blastodinales
												Coccidinales
												Dinamoebales
												Lophodinales
												Pyrocystales
												Thoracosphaerales
										Dinophysoidia		
												Dinophysidales
												Nannoceratopsales
										Gonyaulacoidia		
												Gonyaulacales
												Gymnodiniales
										Peridinoidia		
												Peridiniales
												Prorocentrales
										Suessioidia		
												Suessiales
										Ellobiopsea		
												Ellobiopsida
										Noctilucea		
												Noctilucida
										Oxyrrhea		
												Acrocoelida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Oxyrrhida
									Syndinea			
												Rastrimonadida
												Syndinida
								Perkinsozoa				
									Myzomonadea			
												Algovorida
									Perkinsea			
												Perkinsida
												Phagodinida
							Protalveolata					
									Colponemea			
												Colponemida
							Heterokonta [= "Supergrupo Stramenopiles"]					
							Bigyra					
									Bikosea			
												Anoecida
												Bicoecida
												Borokida
												Pseudodendromonadida
												Rictida
									Blastocystea			
												Blastocystida
									Nanomonadea			
												Uniciliatida
									Opalineae			
												Opalinida
												Proteromonadida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
									Labyrinthulea			Labyrinthulida
												Thraustochytriida
									Placididea [= Placidiophyceae]			Placidiida
					Ochrophyta [= Heterokontophyta p.p.]							
									Bacillariophyceae [= Diatomeae]			
									Bacillariophycidae			Achnanthes
												Bacillariales
												Cymbellales
												Dictyoneidales
												Eunotiales
												Eupodiscales
												Lyrellales
												Mastogloiales
												Naviculales
												Rhopalodiales
												Surirellales
										Coscinodiscophycidae		
												Anaulales
												Arachnoidiscales
												Asterolamprales
												Aulacoseirales
												Biddulphiales
												Chaetocerotales
												Chrysanthemodiscales
												Corethrales
												Coscinodiscales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Cymatosirales
												Ethmodiscales
												Hemiaulales
												Lithodesmiales
												Melosirales
												Orthoseirales
												Paraliales
												Rhizosoleniales
												Stictocyclales
												Stictodiscales
												Thalassiosirales
												Triceratiales
										Fragilariophycidae		
												Ardissoneales
												Climacospheniales
												Cyclophorales
												Fragilariales
												Licmophorales
												Protoraphidales
												Rhabdonematales
												Rhaphoneidales
												Striatellales
												Tabellariales
												Thalassionematales
												Toxariales
									Bolidophyceae			
												Parmales
												[= Bolidomonadales]
									Chrysomerophyceae			

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Chrysomeridales
									Chrysophyceae			Chloramoebales
												Chromulinales
												Chrysosphaerales
												Heterogloeales
												Hibberdiales
												Hydrurales
												Ochromonadales
												Paraphysomonadida
												Synurales
												Thallochrysidales
									Eustigmatophyceae			Eustigmatales
									Dictyochophyceae [= Hypogyristea]			Dictyochales
												Olisthodiscales
												Pedinellales
												Pelagomonadales
												Sarcinochrysidales
									Phaeophyceae			
									Dictyophycidae			Dictyotales
												Onslowiales
												Sphacelariales
												Syringodermatales
									Discosporangiophycidae			Discosporangiales
									Fucophycidae			

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Ascoseirales
												Asterocladales
												Desmarestiales
												Ectocarpales
												Fucales
												Laminariales
												Nemodermatales
												Phaeosiphoniellales
												Ralfsiales
												Scytothamnales
												Sporochnales
												Tilopteridales [= Cutleriales]
										Ishigeophycidae		
												Ishigeales
										Phaeothamniophyceae [= Aurophyceae]		
												Aurearenales
												Phaeothamniales
										Picophagophyceae [= Picophagea]		
												Picophagales
												Synchromales
										Pinguiophyceae		
												Pinguiochrysidales
										Raphidophyceae		
												Actinophryida
												Commatiida
												Raphidomonadales
										Schizocladiphyceae		
												Schizocladiales
										Xanthophyceae		

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Mischococcales
												Pleurochloridellales
												Tribonematales
												Vaucheriales
									Bigyromonadea			Developayellida
									Hyphochytrea			Hyphochytriida
												Pirsoniida
									Oomycetes			
										Eogamia		
												Anisolpidiales
												Haptoglossales
												Lagenismatales
												Olpidiopsidales
												Rozellopsidales
										Peronosporidae		
												Peronosporales
												Pythiales
												Rhipidiales
										Saprolegniidae		
												Albuginales
												Leptomitales
												Salilagenidiales
												Saprolegniales
				RHIZARIA								
					Cercozoa							

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
						Endomyxa						
									Ascetosporea			
												Claustrosporida
												Haplosporida
												Paradinida
												Paramyxida
									Gromiidea			
												Gromiida
												Reticulosida
									Phytomyxea			
												Phagomyxida
												Plasmodiophorida
									Vampyrellidea			
												Vampyrellida
									Vampyrellidea			
												Vampyrellida
						Monadofilosa						
									Imbricatea			
										Placonuda		
												Discocelida
												Discomonadida
												Euglyphida
												Marimonadida
												Variglissida
									Placoperla			
												Perlofilida
												Rotosphaerida
												Spongomonadida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Thaumatomonadida
												Zoelucasida
										Metromonadea		
												Metopiida
												Metromonadida
										Sarcomonadea		
												Cercomonadida
												Glissomonadida
												Pansomonadida
												Pseudosporida
												Sainouroida
										Thecofilosea		
										Eothecia		
												Cryomonadida
												Ebriida
												Matazida
												Ventricleftida
										Phaeodaria		
												Eodarida
												Opaloconchida
										Tectosia		
												Tectofilosida
						Reticulofilosa						
										Chlorarachnea		
												Chlorarachnida
										Granofilosea		
												Cryptofilida
												Desmothoracida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Leucodictyida
												Limnofilida
										Skiomonadea		
												Tremulida
					Retaria							
						Foraminifera						
										Monothalamea		
												Allogromiida
												Astrorhizida
												Psamminida
												Stannomida
										Globothalamea		
												Carterinida
												Globeriginida
												Lagenida
												Lituolida
												Lofusiida
												Robertinida
												Rotaliida
												Testulariida
												Trochamminida
										Tubothalamea		
												Miliolida
												Spirillinida
						Radiozoa						
										Polycystinia		
										Polycystinea		
												Collodarida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Super Reino	Reino	Sub Reino	Infra Reino	Super Phylum	Phylum	Sub Phylum	Infra Phylum	Super Clase	Clase	Sub Clase	Super Orden	Orden
												Nassellaria
												Spumellaria
								Spasmaria				
									Acantharea			
												Arthracanthida
												Chaunacanthida
												Holacanthida
												Symphyacanthida
									Sticholonchea			
												Taxopodida

CAPÍTULO 7

EL REINO FUNGI

Jaime E. Péfaur¹ y Kleyra J. Quintero²

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
Correo: jaime.pefaur@gmail.com

²Laboratorio de Fitopatología, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
Correo: kleyraq@gmail.com

DESCRIPCIÓN

Los hongos son organismos eucariotas heterótrofos sésiles, uni o pluricelulares, de variadas formas y tamaños. Poseen células nucleadas, delimitadas por una membrana plasmática rica en esteroides, con mitocondrias y otros organelos que, al igual que sus núcleos que albergan el material genético en forma de cromosomas, están rodeadas por una pared celular. Las células de los hongos, al menos en algún período del desarrollo de su ciclo de vida, están encerradas por paredes compuestas por carbohidratos complejos, uno de los cuales es la quitina. Paredes y membranas tienen un complejo metabolismo que es responsable del turgor de las células así como del esqueleto celular (Deacon, 2005). Para satisfacer sus necesidades energéticas infiltran la materia orgánica muerta, donde segregan enzimas para realizar el proceso digestivo; este proceso se realiza fuera del cuerpo del hongo, absorbiendo las moléculas nutricionales (Deacon, 2005). Si el alimento está disponible en exceso, lo acumulan como gotas de lípidos o glucógeno.

Estos organismos se encuentran en todo tipo de ambientes, con algunas especies pudiendo crecer incluso en lugares con pH muy bajos, en soluciones salinas muy concentradas o con alta concentración en azúcares. Muchas especies son resistentes tanto a temperaturas bajas como a temperaturas altas. Existen numerosas especies propias del suelo, así como otras, acuáticas, tanto dulceacuícolas, como incluso, unas pocas especies marinas (Mauseth, 2016). La gran mayoría de las especies viven asociadas al suelo en el medio terrestre (Deacon, 2005; Naranjo-Ortiz y Gabaldón, 2019). Entre los miembros de este reino existe comunicación química a través de moléculas de señalización, denominadas feromonas (Solomon *et al.*, 2013).

Como grupo general, los hongos estuvieron incluidos en el reino de las plantas (Evert, y Eichhorn, 2013; Mauseth, 2016); sin embargo, hoy en día están asignados a un reino aparte, el Reino Fungi. Mas luego, debido a estudios moleculares, algunos de ellos han sido mudados al reino de los cromistas (Cavalier-Smith, 2018). El reino de los hongos está compuesto por alrededor de unas 100.000 especies actualmente descritas, aun cuando los especialistas consideran una existencia probable de más de 2.3 a 3.8 millones de especies (Mueller y Schmit, 2006; Hawksworth y Lücking, 2017), colocando a este grupo como el segundo en términos de especies, solo detrás de los insectos.

Los hongos se distinguen de las plantas en que son seres heterótrofos (Evert y Eichhorn, 2013; Mauseth, 2016); y se distinguen de los animales en que poseen paredes celulares, como las plantas, pero compuestas por quitina en vez de celulosa. Por esta razón, y dado que la quitina también se encuentra en los esqueletos de los artrópodos, principalmente en insectos, se ha sugerido que los hongos están más relacionados filogenéticamente con los animales que con las plantas, afirmación refrendada por estudios moleculares (Baldauf y Palmer, 1993; Cavalier-Smith, 2018). Al igual que los animales, los hongos carecen de cloroplastos.

La mayoría de los hongos se reproduce sexualmente por esporas microscópicas, que se dispersan por agua (hidrocoría), viento (anemocoría) o por animales (zoocoría) (Deacon, 2005; Watkinson *et al.*, 2016) (Figura 1). Carecen de fases móviles o flageladas, con la excepción de los gametos masculinos y las esporas de algunos miembros del Phylum Chytridiomycota. En general, los hongos se presentan bajo dos formas: una, multicelular, generalmente filamentosa, y otra en forma unicelular, generalmente levaduriforme. Los hongos levaduriformes unicelulares son de forma casi esférica, sin distinción entre cuerpo vegetativo y reproductivo; en cambio, el cuerpo de un hongo filamentoso tiene dos porciones, una reproductiva y otra vegetativa haploide, y está formado por las hifas, de paredes celulares tubulares, que rodean a las membranas plasmáticas de las células fúngicas. En la gran mayoría de los hongos, las hifas contienen células individuales de uno o más núcleos, divididas por septos o paredes celulares (Watkinson *et al.*, 2016). Los septos pueden o no estar perforados como para permitir el flujo de organelos de una célula a otra (Figuras 2 y 3). El grupo de los hongos coenocíticos carecen de septos. Las hifas participan en el crecimiento y en la alimentación del hongo; cuando ellas crecen, se conforma una masa tisular llamada micelio, el cual actúa como reservorio de N y/u otros elementos (Watkinson *et al.*, 2016). Las hifas y los micelios tienen un alto valor taxonómico; a través de su forma y tamaño es posible establecer la categoría sistemática de los hongos, sea a nivel de especie, familia, clase o Phylum.



Figura 1. *Geastrum saccatum* suelta esporas microscópicas luego de ser golpeado por una gota de lluvia; luego serán dispersadas por el viento, en un proceso denominado anemocoría. Fuente: Solomon *et al.* (2013).



Figura 2. A) Desarrollo de una espora en hifa que, al crecer, da origen una masa tisular, denominada micelio. B) terminación distal de hifas, con células uninucleadas, separadas por septos perforados (arriba); con células binucleadas, separadas por septos perforados (al medio); e hifa sin septos, multinucleada (abajo). Fuente: Solomon *et al.*, 2013.



Figura 3. Esquema del interior del extremo terminal de una hifa, mostrando la diversidad de vesículas; la orientación que éstas conllevan, determina la dirección del crecimiento de la hifa. Fuente: Girbardt, M., 1969. Die Ultrastruktur der Apikal region von Pilzhyphen. Protoplasma 67, 413–441 (en Watkinson *et al.*, 2016).

La reproducción de los hongos puede ser asexual como sexual. Una visión general de los hongos, muestra que al germinar una espora se origina una hifa, filamentos ramificados, de la cual, a su vez se desarrollará el micelio, una agrupación de hifas. A través de proceso asexual los hongos ganan tiempo para sus ciclos vitales, obteniendo una rápida proliferación; las esporas germinan, dividiéndose mitóticamente para formar micelios, que a su vez producirán esporas haploides, repitiendo luego el ciclo de reproducción asexual. Por el contrario, el proceso sexual toma más tiempo, pero les permite obtener nuevos genotipos. Una visión panorámica del transcurrir reproductivo sexual de la mayoría de los hongos, sigue un ciclo de múltiples cambios secuenciales. En él, los micelios pasan por tres etapas: haploide (n), dicariota ($n + n$), y diploide ($2n$); en esta última etapa hay división meiótica, con producción de cuatro núcleos, de los cuales se formarán cuatro esporas haploides, que son las que se diseminarán al nuevo ambiente donde se formará un nuevo hongo que repite los ciclos, sea asexual o sexual.

El tamaño de los hongos es muy variable, desde individuos microscópicos hasta individuos macroscópicos. El crecimiento de los hongos es casi infinito; esto porque ellos crecen en los extremos terminales de las hifas interconectadas, haciendo crecer más a los micelios, que se encargan de extraer los nutrientes desde el suelo o desde los organismos muertos. De acuerdo con Solomon *et al.* (2013), el organismo más grande que haya existido sobre la faz de la Tierra es el hongo *Armillaria ostoyae*, el cual aún existe y cuyo tamaño cubre aproximadamente unas 900 hectáreas de superficie, equivalente a 9 millones de metros cuadrados del suelo en un bosque en las Montañas Azules del estado de Oregón, situado en el oeste de Estados Unidos. A este hongo se le calcula una edad de 2400 años; ejemplares similares, de gran tamaño y edad, existen también en otros bosques de la región noreste de Estados Unidos.

TAXONOMÍA Y FILOGENIA

En clasificaciones previas, en boga en los siglos XVIII, XIX y XX, a los hongos se los ubicaba en el Reino Plantae. Hoy en día, los hongos conforman un reino aparte (Fungi), el cual emergió como un grupo diferente a partir de eucariotas unicelulares en el Precámbrico, hace unos 710 a 1.060 millones de años atrás (Watkinson *et al.*, 2016). A su vez, los reinos de los hongos, animales, y plantas (junto a los coanoflagelados) forman un taxón superior monofilético, ubicados en conjunto dentro del Dominio Eukarya (Watkinson *et al.*, 2016; Tedersoo *et al.*, 2018; Naranjo-Ortiz y Gabaldón, 2019), el cual apareció evolutivamente en la Tierra hace aproximadamente 1.200 millones de años atrás (Figura 4).

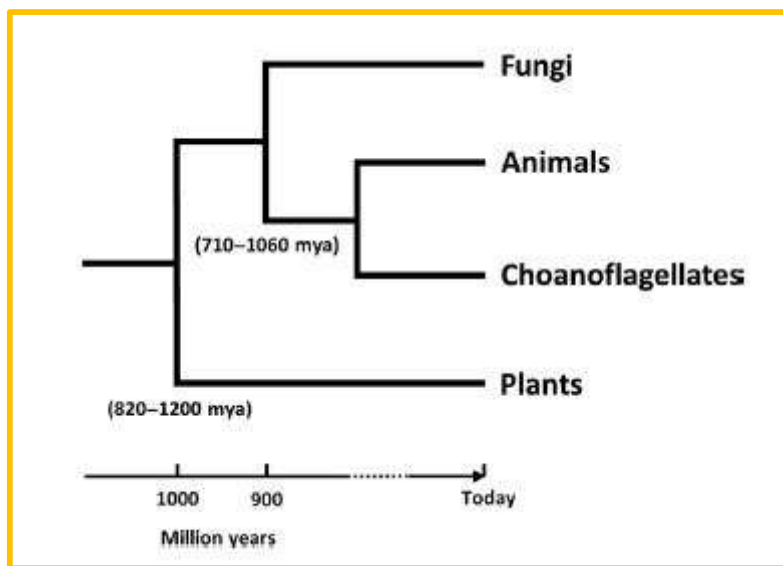


Figura 4. Relaciones evolutivas entre los hongos, animales, coanoflagelados y plantas, con la señalización de sus probables fechas de emergencia. Estos reinos conforman el Dominio Eukarya. Fuente: Watkinson *et al.* (2016).

La clasificación taxonómica del Reino Fungi ha sufrido reiteradamente cambios nomenclaturales sustanciales (Hibbett *et al.*, 2007, 2018). A la vez, es probable que sea el reino donde se estén produciendo los más activos cambios sistemáticos; básicamente, ha sido el estudio actual de las relaciones filogenéticas lo que ha modificado la sistemática de estos eucariotas (Hibbett *et al.*, 2007, 2018; Tedersoo *et al.*, 2018; Naranjo-Ortiz y Gabaldón, 2019). Sin embargo, aún no hay una clasificación particular del Reino Fungi que haya sido aceptada por todos los especialistas; de allí que existan varias maneras de presentar su sistemática y, sobre todo, su clasificación taxonómica. Uno de los mayores esfuerzos por lograr un consenso en las diversas clasificaciones (de cualquier grupo de seres vivos) ha sido el trabajo de Ruggiero *et al.* (2015 a y b), quienes plantean una clasificación no filogenética, sino de consenso entre los diversos especialistas, para

generar un ordenamiento y una ruta de trabajo que, eventualmente, pudiera desembocar en una clasificación filogenética; esa propuesta se entrega en el Anexo 1. Para el caso de los hongos, tal clasificación sigue el criterio de Kirk *et al.* (2008) en el *Dictionary of the Fungi*, que reconoce dos subreinos y cinco phyla. Mientras tanto, nuevas clasificaciones aparecen y otros estudios moleculares irrumpen modificando sustancialmente la sistemática clásica de este Reino (ver Tedersoo *et al.*, 2018).

Para los hongos, se ha propuesto un origen a partir de protozoos uniflagelados (Cavalier-Smith, 2018), en tanto que el grupo actual más cercano filogenéticamente a ellos es Cristidiscoidea. Los cristidiscoideos son amebas de cuerpo redondeado, a los que los estudios moleculares los sitúan en el grupo de los Opisthokonta, un taxón sin rango taxonómico ubicado por encima del Reino Fungi, pero por debajo del Dominio Eukarya, que incluye también a animales y otros seres pequeños (Figura 5). Los opisthokontos tienen como característica esencial el tener un flagelo de localización posterior en sus células móviles, similar a la de los espermatozoides animales. Los hongos terrestres, miembros de Opisthokonta, perdieron el flagelo ancestral por lo que son aflagelados; sin embargo, esa estructura corporal se conserva en los hongos acuáticos, como los opistosporidos y los quítridos.

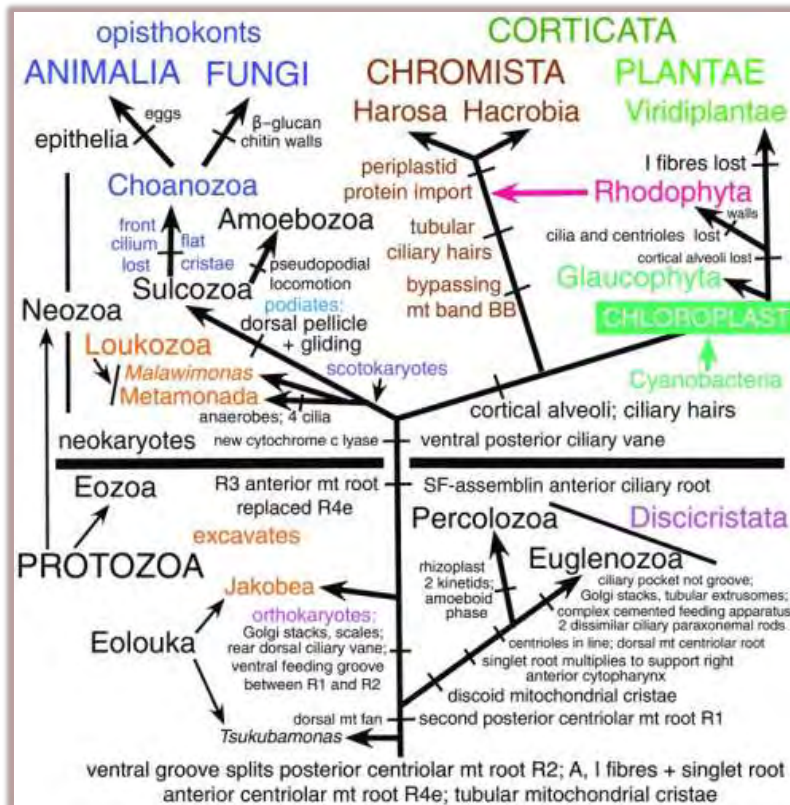


Figura 5. Cuadro evolutivo del Reino Fungi, que junto a Animalia conforma el clado Opisthokontia. Se aprecia la cercanía filogenética de los reinos Fungi y Animalia, de acuerdo a la propuesta de Cavalier-Smith (2018).

El taxón Opisthokonta presenta una alta complejidad entre sus componentes, y de acuerdo con el enfoque de los investigadores, su filogenia podría aparecer distinta. Por ejemplo, ante lo presentado previamente, una diferente versión de las ramas filogenéticas de este taxón aparece en Wikipedia, como se ilustra en la Figura 6, que muestra al grupo más próximo del Reino Fungi, Cristidiscoidea, formando al taxón Holomycota que, previamente en su devenir evolutivo se separó del taxón Holozoa, al cual pertenecen diversos taxones, entre ellos el Reino Animalia.

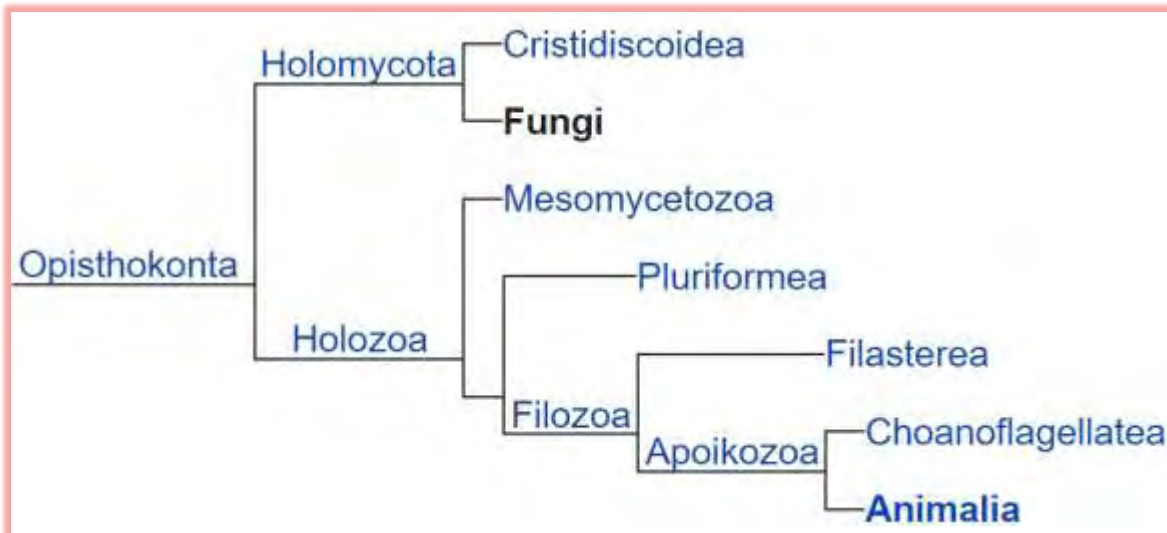


Figura 6. Grupos miembros del taxon Opisthokonta, mostrando las relaciones filogenéticas entre sus grupos componentes. Se destaca la relación entre los reinos Fungi (¿Subdominio? Holomycota) y Animalia (¿Subdominio? Holozoa). Fuente: <https://es.wikipedia.org/wiki/Opisthokonta>

El establecimiento de relaciones filogenéticas entre los diversos grupos de hongos es uno de los campos de trabajo más activos hoy en día entre los micólogos (Hibbett *et al.*, 2007, 2018; Watkinson *et al.*, 2016; Tedersoo *et al.*, 2018; Naranjo-Ortiz y Gabaldón, 2019). Aun cuando entre ciertos phyla se establecen claras relaciones filogenéticas quedan aún incógnitas no superadas. Una propuesta filogenética para los distintos componentes de Fungi ha sido presentada por Watkinson *et al.* (2016) (Figura 7), donde se establecen tres agrupaciones: una, conformada por los phyla Basidiomycota, Ascomycota y Glomeromycota; otra, solo por el Phylum Blastocladiomycota; y una, formada por los Phyla Chytridiomycota y Neocallimastigomycota; resta una agrupación incierta donde se encuentra el grupo de los Zygomycetes y el género *Olpidium*; aparte van los miembros del género *Rozella*, que son hongos acuáticos que no pertenecen a ningún Phylum reconocido aún: para ellos se ha designado un taxón denominado Cryptomycota (Watkinson *et al.*, 2016). Como un complemento sistemático, hay la propuesta de un subreino, con el nombre de Dikarya, para los hongos miembros de los Phyla Basidiomycota y Ascomycota (Hibbet *et al.*, 2018).

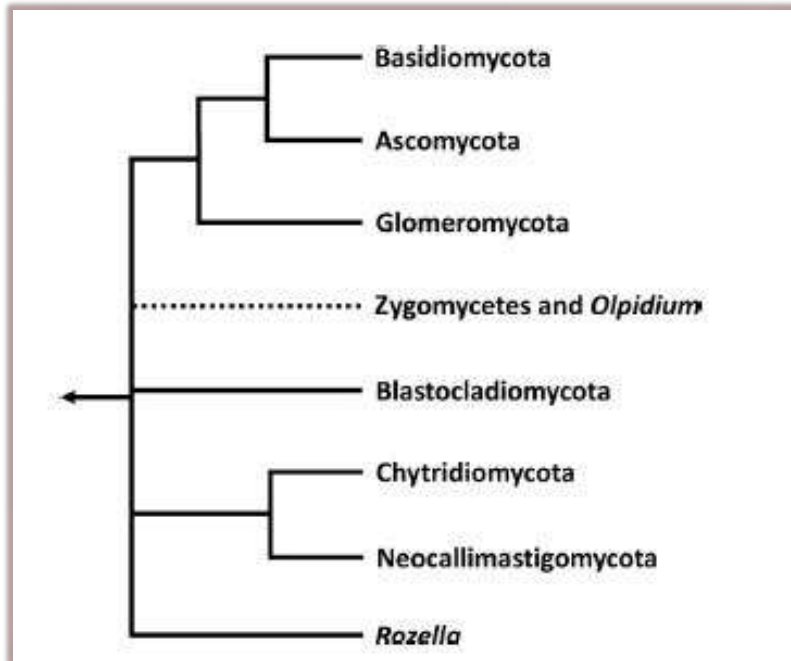


Figura 7. Árbol de relaciones filogenéticas entre los phyla del Reino Fungi, de acuerdo a la propuesta de Watkinson *et al.* (2016).

La separación entre el más primitivo grupo de los hongos, Chytridiomycota, y los grupos más recientes, se establece con la pérdida del flagelo, mientras que la aparición de los grupos más recientes, se produce con la aparición de la etapa dicariota, luego de lo cual Ascomycota y Basidiomycota se separan con la evolución de ascoporas y de basidiosporas, respectivamente (Solomon *et al.*, 2013).

En otras modificaciones más recientes, Naranjo-Ortiz y Gabaldón (2019) elevan a nueve los clados de hongos al nivel de Phylum, que contemplan a: Opisthosporidia, Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota, Zoopagomycota, Mucoromycota, Glomeromycota, Basidiomycota y Ascomycota, modificando sustancialmente a la taxonomía del Reino Fungi.

Por otro lado, el más reciente estudio de Tedersoo *et al.* (2018) da una nueva visión para la taxonomía fúngica, donde aparte de incrementar el número de phyla a 18 entidades, proponen la denominación taxonómica de nueve subreinos, desarrollando una filogenia para todo el Reino Fungi (Figura 8). Los grupos con categoría de Phylum son: Ascomycota, Aphelidiomycota, Basidiobolomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota, Calcarisporiellomycota, Chytridiomycota, Entomophthoromycota, Entorrhizomycota, Glomeromycota, Kickxellomycota, Monoblepharomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota, Neocallimastigomycota, Olpidiomycota, Rozellomycota y Zoopagomycota.

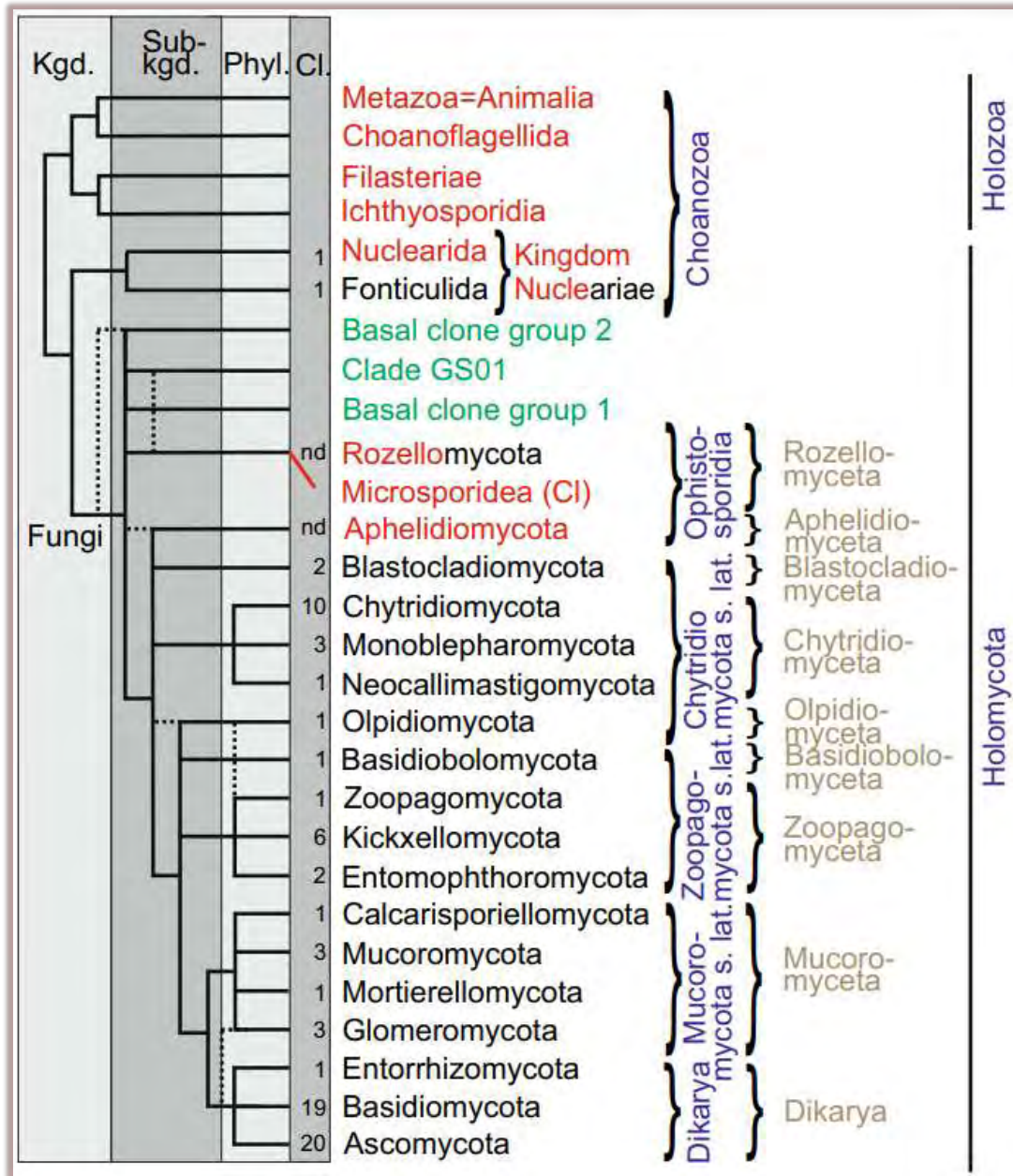


Figura 8. Clasificación de los hongos a nivel de Phylum y sus relaciones filogenéticas. Los números que aparecen frente a las ramas indican la cantidad de clases incluidas en cada Phylum. Los nombres en rojo indican a taxones tradicionalmente considerados bajo la nomenclatura zoológica; los nombres en verde indican nombres no oficiales de clados mayores no descritos; los nombres en azul indican viejas clasificaciones y super- y subrangos taxonómicos; los nombres en marrón indican nombres de taxones correspondientes al rango de subreino. Fuente: Tedersoo *et al.*, 2018.

Características de los Phyla Clásicos dentro del Reino Fungi

Chytridiomycota

Son hongos unicelulares, descomponedores que degradan materia orgánica, que habitan en lugares húmedos; muchas especies viven en aguas dulces y unas pocas viven en el mar (Figura 9). Los quitridiomicetos tienen reproducción asexual. Algunos producen micelios cenocíticos ramificados, como el caso de *Allomyces*, que tiene un ciclo de vida con alternancia de generaciones. *Clytridium convervae* posee talo redondeado y rizoide ramificado. Solomon *et al.* (2013), describen el modo de vida de estos particulares hongos quitridos, indicando que pasan parte de su vida como talos multicelulares haploides (n) y parte como talos multicelulares diploides ($2n$). En las puntas de sus ramas, los talos haploides tienen dos tipos de estructuras donde se forman gametos por mitosis, denominadas esporangios y zoosporangios. Los esporangios producen diferentes tipos de gametos flagelados, los cuales segregan una feromona que atrae a otro tipo de esporangio; al ocurrir el encuentro de estos dos gametos móviles, ellos se fusionan formando un cigoto móvil, que puede convertirse luego en un talo diploide. Estas células flageladas no se encuentran en ningún otro grupo de hongos. Los zoosporangios producen zoosporas flageladas diploides que se desarrollan hasta convertirse en nuevos talos diploides (Tabla 1). Recientes comparaciones de secuencias de ARNr sugieren que los quitridiomicetos no son un grupo monofilético, y que eventualmente este grupo pudiera dividirse en cuatro clados, tal como lo han planteado Tedersoo *et al.* (2018).

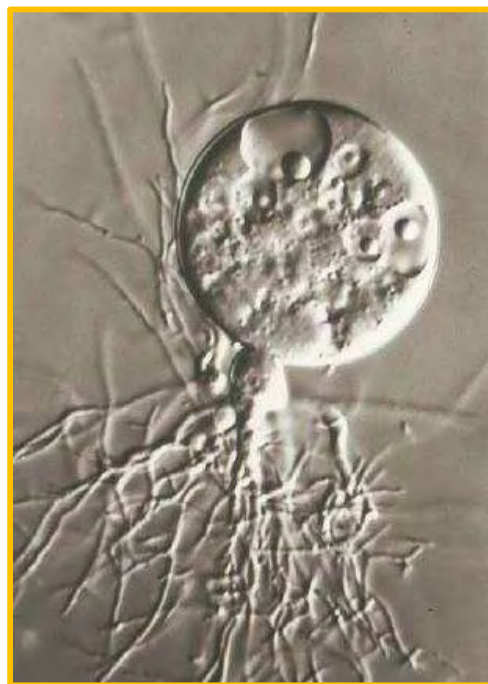


Figura 9. Quitridiomiceto *Clytridium convervae*. Micrografía de interferencia. Fuente: Solomon *et al.* (2013).

Tabla 1. Resumen de las características de los clásicos phyla de hongos, de acuerdo a Kirk *et al.* (2008), Evert y Eichhorn (2013) y Solomon *et al.* (2013).

Grupo	Número aprox. de especies descritas	Representantes	Naturaleza de las hifas	Reproducción Asexual
Micosporidia	1.500	<i>Bohuslavia</i> ,	Unicelulares	Esporas no móviles
Chytridiomycota	790	<i>Allomyces</i> , <i>Coelomomyces</i>	Aseptadas, coenocíticas	Zoosporas flageladas diploides
Zygomycetes	1.000	<i>Rhizopus</i> (Hongo común del pan)	Aseptadas, coenocíticas	Esporas haploides no móviles producidas en esporangios
Glomeromycota	200	<i>Glomus</i> (hongos endomicorrizales)	Aseptadas, coenocíticas	Blastosporas multinucleadas no móviles
Ascomycota	64.163	<i>Neurospora</i> , <i>Morchella</i> (Comestible), <i>Tuber</i> (Trufas), <i>Saccharomyces</i> (Levaduras)	Septadas, unicelulares	Yemación, conidios estrangulados de los conidióforos (esporas no móviles), fragmentación
Basidiomycota	31.515	Champiñones (<i>Amanita</i> , venenosos; <i>Agaricus</i> , comestibles)	Septadas, con doliporos en varias especies	Rara

Microsporidia

Estos hongos son pequeños parásitos unicelulares que infectan células eucariotas (entre ellos *Micosporidium* sp.) (Tabla 1). Los microsporidios carecen de mitocondrias, flagelos y complejos de Golgi; sus ribosomas se parecen a los de los procariotas (Solomon *et al.*, 2013). Se comportan como patógenos oportunistas que infectan animales, presentando dos etapas de desarrollo dentro de su huésped: una etapa de alimentación y otra reproductiva. Se estima que podría haber más de un millón de especies, pero hasta ahora sólo se han descrito alrededor de 1500 especies. Los microsporidios fueron reclasificados por Cavalier-Smith (1981) en el Reino Fungi, colocándolos junto a los cigomicetos, pero ellos pudieran pertenecer a un taxón diferente.

Zygomycota

La mayoría de los zigomicetos son hongos que viven en el suelo o sobre materia vegetal o animal en descomposición. Algunas especies forman un tipo de asociación simbiótica micorrizal con las raíces de plantas; otras especies causan enfermedades en plantas y animales, incluidos los humanos. Hay especies que son parásitas de insectos.

Los miembros de este taxón parecen estar cercanamente emparentados con los quitridiomicetos, sin ser un grupo monofilético. Los zigomicetos presentan reproducción sexual, durante la cual producen esporas sexuales, las cigosporas, que se producen en sacos llamados cigosporangios. En ellos, de acuerdo con Solomon *et al.* (2013), la reproducción sexual ocurre entre un miembro de una cepa, denominada positiva (+) y otra cepa, denominada negativa (–); esta reproducción nunca se produce entre miembros de cepas (+) o miembros de cepas (–). Las hifas de estos hongos son cenocíticas, que carecen de septos espaciados regularmente, las cuales se forman para separar las hifas de las estructuras reproductivas (Tabla 1).

El más conocido hongo de este Phylum es *Rhizopus stolonifer*, el moho negro del pan, el cual es un descomponedor del pan y otros alimentos; las consecuencias del consumo accidental de este hongo pueden llegar a ser fatales. Es interesante el ciclo vital del zigomiceto *Pilobolus* sp., el cual se da en bovinos y equinos cuando comen pasto contaminado con las esporas del hongo, éstas pasan a lo largo del tracto digestivo del animal y salen al exterior junto con el estiércol; estas esporas se desarrollan luego sobre una de las pilas de excremento, principalmente de herbívoros, donde se aparece otra generación de pastos a ser consumida por bovinos o equinos, repitiendo luego el ciclo de desarrollo en el medio interno de los animales.

Glomeromycota

Son hongos que se comportan como simbioses, formando asociaciones intracelulares entre las hifas y las raíces de árboles y plantas herbáceas, denominadas micorrizas. La planta y el hongo (*Glomus* sp.) forman una asociación simbiótica o incluso una asociación mutualista, con ventaja para la planta, ya que puede aprovechar más minerales para su nutrición. Los glomeromicetos extienden sus hifas a través de las paredes celulares de las células de la raíz, sin penetrar la membrana plasmática; en la medida que la hifa presiona, la membrana plasmática de la célula de la raíz la rodea. Dado que partes de estos hongos penetran la pared celular, pasan a denominarse endomicorrizas (Tabla 1).

Algunas especies de estos hongos liberan alcaloides, que cumplen con la función de proteger a las plantas de los herbívoros y patógenos. Incluso, las plantas asociadas pueden intercambiar nutrientes entre ellas, lo cual se realiza a través de hongos que las conectan.

Estos hongos se reproducen asexualmente, con grandes esporas multinucleadas denominadas blastosporas; para ellos no se ha reportado la existencia de reproducción sexual. Estos hongos tienen hifas cenocíticas, sin septos.

Los glomeromicetos anteriormente se consideraron cigomicetos, pero ahora se ha determinado con base en datos moleculares, que forman un grupo monofilético separado. Para este Phylum solo se han descrito alrededor de unas 200 especies ubicadas dentro de tres clases sistemáticas (Tedersoo *et al.*, 2018). Sin embargo, Ruggiero et al. (2015a y b), reconocen para este Phylum solo una clase, Glomeromycetes (= Glomomycetes), compuesta por cuatro órdenes.

Ascomycota

Los ascomicetos conforman el grupo más grande de hongos hasta ahora reconocidos, al cual pertenecen más de 64.000 especies formalmente descritas. Los miembros de este Phylum presentan tanto reproducción sexual como asexual. La reproducción asexual se produce por gemación; en ella, crece una pequeña protuberancia (yema) que finalmente se separa de la célula progenitora, donde cada yema puede crecer hasta convertirse en una nueva célula. La reproducción sexual tiene lugar después de que dos gametangios se reúnen y su citoplasma se entremezcla. Las hifas de los ascomicetos comúnmente tienen septos cuyas paredes transversales tienen poros, de modo tal que el citoplasma hace continuidad de un compartimiento celular al siguiente (Tabla 1).

En este Phylum se incluye a las más de 300 especies de levaduras unicelulares conocidas (*Saccharomyces* sereviceae. y otras) En aquellas levaduras que se reproducen sexualmente, hay formación de ascosporas, donde se fusionan dos levaduras haploides que forman un cigoto diploide, el cual experimenta meiosis. En este grupo de hongos se incluye a mildiús, mohos azul-verdosos, rosas y pardos, que causan la putrefacción de los alimentos; también están incluidos los hongos taza, descomponedores principalmente de materia vegetal, y las trufas comestibles, que hacen la delicia de muchas mesas de alimento. Los ascomicetos se usan para dar sabor a los quesos, para elaborar pan y para fermentar alcohol. Algunos ascomicetos se disfrutan como alimentos (trufas *Tuber* sp.; *Morchella* sp. comestible), mientras otros se usan para producir antibióticos. Muchas especies en este grupo también forman micorrizas con las raíces de los árboles; otras especies se unen con algas verdes o cianobacterias para formar líquenes. Incluso, los ascomicetos causan un gran número de enfermedades fúngicas a plantas y animales.

Basidiomycota

Los basidiomicetos están constituidos por un grupo de aproximadamente 32.000 especies de variadas formas y tamaños, que incluyen a los más grandes y familiares de los hongos, entre ellos champiñones *Agaricus* sp. y *Boletus* sp., levaduras, gelatinas y otros. Este clado incluye a hongos que tienen un activo papel en la descomposición de la materia orgánica, algunos son comestibles, pero también hay especies venenosas (Furci, 2007), así como especies nocivas para plantas y animales, incluso para los humanos. Gran cantidad de especies de este clado forman micorrizas con raíces de árboles. Los

basidiomicetos se reproducen por la vía asexual, que es menos común que en otros grupos, y también por la vía sexual, que se presenta en la mayoría de las especies de este Phylum (Tabla 1). Cada hongo individual produce una gran cantidad de basidiosporas, donde cada una tiene el potencial de originar un nuevo micelio primario. Las hifas de un hongo basiomiceto poseen septos que separan a los compartimentos celulares monocariotas a lo largo de la hifa; este septo puede o no estar perforado por un poro o canal central, por donde fluye el carioplasma de un compartimento a otro. La presencia de estos septos, perforado o no perforado, define taxonómicamente a los hongos en su pertenencia al Phylum Basidiomycota (Watkinson *et al.*, 2016).

Los hongos tienen una altísima importancia ecológica. Ellos realizan un sin número de acciones vitales, las cuales participan en el equilibrio ecológico del planeta Tierra. De conjunto, se pueden clasificar ecológicamente en cuatro grupos: saprófitos, liquenizados, micorrizógenos y parásitos. Ellos, junto a las bacterias, conforman el principal grupo de descomponedores primarios de la materia muerta de plantas y de animales en muchos ecosistemas, y como tales juegan un papel ecológico muy relevante en los ciclos biogeoquímicos. La mayoría de los hongos son descomponedores de vida libre, quimioheterótrofos que absorben los nutrientes desde desechos orgánicos y organismos muertos. Muchos de los descomponedores fúngicos degradan a la celulosa y a la lignina, que son los principales componentes de las paredes celulares de las plantas. Al degradar los desechos y organismos muertos, liberan agua, carbono (como CO₂) y componentes minerales de compuestos orgánicos, y estos elementos se reciclan. Su acción sobre la materia orgánica de los organismos vivientes o muertos libera dióxido de carbono a la atmósfera y retorna compuestos nitrogenados al suelo, todo lo cual puede ser reciclado nuevamente por las plantas y eventualmente por animales. Sin embargo, la más importante de las funciones de los hongos estriba en su condición de establecer relaciones simbióticas con las plantas (Smith y Read, 2008). Se estima que un 90 % de todas las plantas vasculares forman asociaciones beneficiosas para ambos participantes, las micorrizas, entre las raíces de las plantas y particulares especies de hongos, jugando un papel capital en la nutrición de las plantas. Ciertos hongos son comestibles y aprovechados como tales por los humanos y forman parte de una gastronomía exquisita a nivel mundial.

Este grupo de seres eucariotas también tiene importancia económica. Su participación en el proceso de fermentación es aprovechada por industriales, viñateros, panaderos y fabricantes de quesos. Por otro lado, la industria farmacéutica usa los hongos para la fabricación de antibióticos y otras drogas experimentales, y cosméticos. Descomponen o alteran a alimentos, materiales industriales naturales o artificiales, así como producen sustancias tóxicas que alteran la salud de plantas y animales. Por otra parte, los hongos atacan todo tipo de material natural o creado por humanos, donde cada especie de hongo tiene especificidad de ataque a particulares sustancias; esto lo hace una fuente de nuevos mecanismos para detener la contaminación ambiental.

Relaciones Simbióticas de los Hongos

Los hongos forman importantes relaciones simbióticas con animales, plantas, bacterias y otros grupos. Puesto que los animales no tienen las enzimas necesarias para digerir celulosa y lignina, no pueden obtener los nutrientes necesarios del material vegetal que comen. Su supervivencia depende de los hongos que habitan en sus estómagos e intestinos, que tienen las enzimas aptas para descomponer estos compuestos orgánicos. A su vez, los hongos se benefician al vivir en un ambiente rico en nutrientes.

Los hongos también forman asociaciones simbióticas con hormigas y termitas. Muchas especies de hormigas cultivan hongos (Jaffé, 2004). Las hormigas cortadoras de hojas llevan hojas a sus nidos donde mantienen a los hongos y los protegen de competidores y depredadores; por otra parte, dispersan a los hongos hacia nuevos lugares. A cambio de esto, los hongos digieren las hojas y proporcionan nutrientes a las hormigas. Esta simbiosis puede involucrar a otros microorganismos, como bacterias y protozoos. Como los hongos cultivados pueden infectarse con parásitos fúngicos y bacterias, las hormigas cultivan bacterias que producen antibióticos controladores de estos parásitos; también esto es evitado gracias a secreciones antibióticas de las glándulas metapleurales de las hormigas (Jaffé, 2004). Estas relaciones simbióticas son el resultado de millones de años de coevolución.

La simbiosis micorrizas-plantas ocurre en aproximadamente el 80% de las plantas e involucra a más del 90% de todas las familias de vegetales (Solomon *et al.*, 2013). Los hongos micorrizos descomponen material orgánico en el suelo, mejorándolo al reducir la pérdida de agua y la erosión y aumentan el área superficial de las raíces de una planta, de modo que ésta puede absorber más agua y nutrientes minerales (Figura 10); también liberan químicos que protegen la planta contra herbívoros y patógenos. A cambio, las raíces brindan a los hongos nutrientes orgánicos. Miembros del Phylum Glomeromycota forman conexiones endomicorrizas, es decir, infiltran las células de las raíces de las plantas. Por otra parte, al menos 5000 especies de los Phyla Ascomycota y Basidiomycota también forman conexiones micorrizas, pero sus hifas recubren la raíz de la planta en lugar de penetrar sus células, reconociéndolas como ectomicorrizas.



Figura 10. Vista parcial de asociación entre micorrizas y raíces del árbol Chachafruto (*Erythrina edulis*). Fotografía lograda en La Hechicera, Mérida, Venezuela. Fuente: J. E. Péfaur, colección personal.

Una asociación especial es la de los líquenes. Los líquenes parecen organismos simples, pero en realidad son organismos duales: una combinación de un hongo y un componente fotoautótrofo. Casi un quinto de todas las especies de hongos conocidas forma estas relaciones simbióticas dando origen a aproximadamente 14,000 tipos de líquenes. El líquen originalmente se consideró un ejemplo de mutualismo. El componente fotoautótrofo realiza fotosíntesis y produce compuestos de carbono ricos en energía para ambos miembros del líquen. Se ha sugerido que el fotoautótrofo obtiene agua y minerales nutrientes del hongo, así como protección contra la desecación. Más recientemente, los investigadores han sugerido que la asociación del líquen en realidad no es un caso de

mutualismo, sino de parasitismo controlado del fotoautótrofo por parte del hongo (Solomon *et al.*, 2013). El componente fotoautotrófico de un líquen es o un alga verde, o una cianobacteria o ambos (Figura 11). El hongo es más frecuentemente un ascomiceto, aunque en algunos líquenes tropicales el participante fúngico es un basidiomiceto. Crecen sobre corteza de árbol, hojas y superficies rocosas expuestas (Figura 12), desde lava solidificada (Krebs, 2014), hasta lápidas en cementerios. De hecho, los líquenes participan en el fenómeno de la sucesión ecológica; con frecuencia son los primeros organismos en colonizar áreas rocosas, donde segregan ácido que gradualmente labra pequeñas hendiduras en la roca, liberando minerales. Este proceso continúa con la desintegración de la roca por el viento y la lluvia. En la actualidad, la reducción en el crecimiento de superficies con líquenes se utiliza como un indicador de la contaminación del aire, en particular por dióxido de azufre.

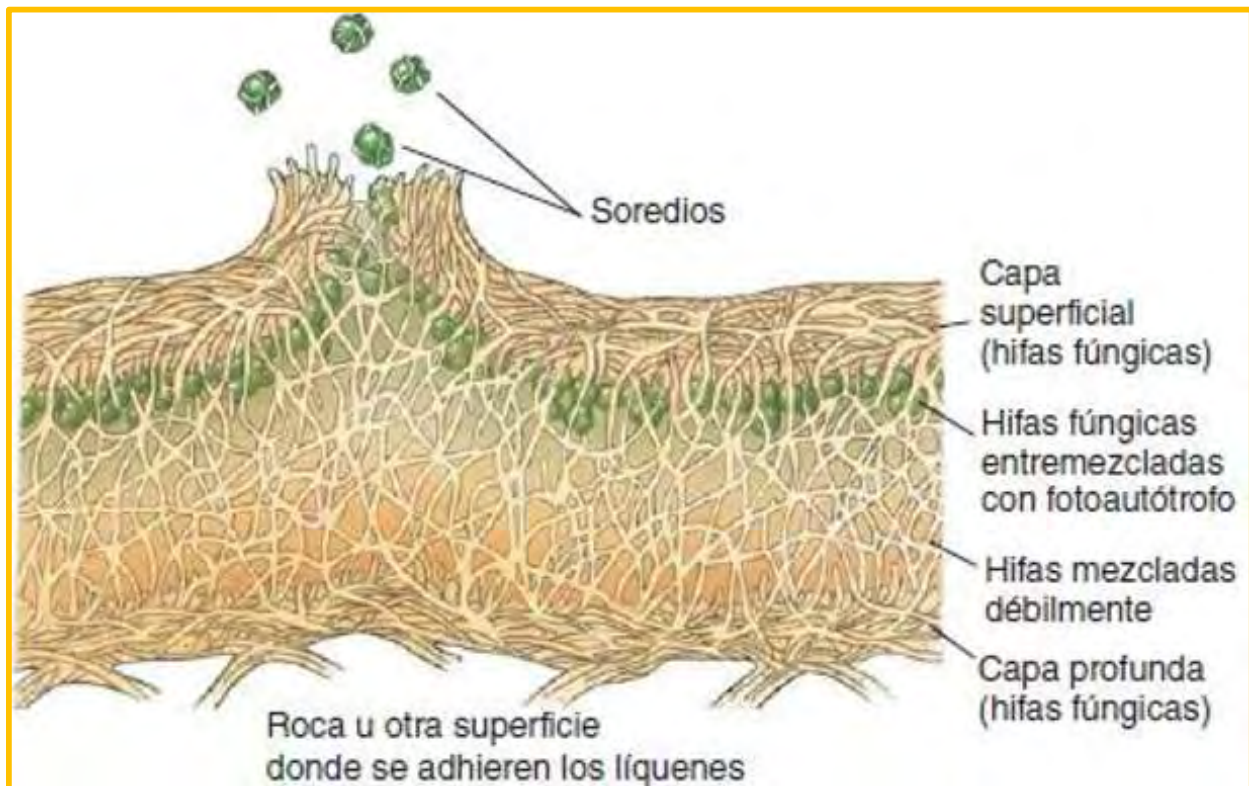


Figura 11. Corte transversal de un líquen, mostrando el entremezclado de hifas del hongo y del fotoautótrofo, desde los estratos superficiales a los profundos, en su adhesión a una roca. Fuente: Solomon *et al.*, (2013).



Figura 12. A) Liqueen sobre roca; su accionar es de desintegración de la roca, de la que liberan minerales al ambiente. B) Liqueen sobre tronco de un naranjo (*Citrus x cinencis*); su accionar es de desintegración y de descomposición de la madera. Fotografías logradas en Pozo Hondo, Ejido, Mérida, Venezuela. Fuente: J. E. Péfaur, colección personal.

Enfermedades en Plantas

Los hongos infectantes son más destructivos para las plantas que cualquier otro organismo causante de enfermedades, siendo responsables de alrededor del 70% de las principales enfermedades de los cultivos. La mayor parte de los hongos patógenos de los cultivos agrícolas viven en el suelo.

Especies pertenecientes a diversos phyla de los hongos causan enfermedades en los cultivos agrícolas anuales, bianuales y perennes. Algunos basidiomicetos infectan cultivos importantes en todo el mundo como la roya (*Puccinia graminis*) y el carbón o huitlacoche (*Ustilago maydis*) (Figura 13) producen inmensas pérdidas en los cultivos de trigo y maíz, respectivamente; otros, como *Hemileia vastratrix* y *Sporisorium reilianum* producen la roya del café y el carbón de la mazorca del maíz, respectivamente. Algunos ascomicetos son igualmente responsables de grandes pérdidas por enfermedades en diversos cultivos. Por ejemplo, *Fusarium* sp. causa daños en la raíz de la caña de azúcar, *Fusarium*

oxyporum produce manchas y pudrición en los plátanos y cambures, *Guignarida citricarpa* produce la mancha negra de los cítricos. El ascomiceto *Claviceps purpurea* infecta las flores del centeno y otros cereales, produciendo una estructura llamada cornezuelo, la cual es tóxica cuando es consumida por animales, incluyendo a los humanos.



Figura 13. Mazorca infectada con el hongo basidiomiceto *Ustilago maydis*, que produce el carbón del maíz o huitlacoche (*Zea mais*). Fotografía lograda desde un cultivo de maíz en Pozo Hondo, Ejido, Mérida, Venezuela. Fuente: J. E. Péfaur, colección personal.

Pero también, otros hongos, como los de repisa (basidiomicetos) (Figura 14), causan enormes pérdidas al descomponer la madera, tanto de árboles vivos como de madera almacenada y en construcciones, destruyendo cultivos arbóreos y obras ingenieriles de alto valor comercial.



Figura 14. A) Hongo de repisa (basidiomiceto) sobre el tronco de una palmera Chaguaramo (*Roystonea oleracea*). Fotografía lograda en Pozo Hondo, Ejido, Mérida, Venezuela. B) Hongo oreja de palo o de repisa en un árbol de fresno (*Fraxinus* sp.). Fotografía lograda en la Laguna de Urao, Lagunillas, Mérida, Venezuela. Fuente: J- E. Péfaur, colección personal.

Enfermedades en Animales

Hongos de diversos phyla son responsables de distintas enfermedades que aparecen en los animales tanto domésticos como silvestres. Son múltiples las enfermedades provocadas por hongos en los animales domésticos. Un grave problema sanitario aparece en perros y gatos provocado por mohos y levaduras saprófitos en sus pelambres y piel dermatítica, donde se aíslan con mayor frecuencia hongos de los géneros *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Rhizopus* y *Trichoderma*. En el pelambre de perros y gatos normales sanos se han aislado *Microsporum*, *Trichophyton* y *Epidermophyton* (Foil, 2000). En Venezuela y Latinoamérica, es frecuente encontrar afecciones en la piel de perros y gatos por el hongo basidiomicota *Malassezia pachydermatitis* (Manzuc y Tártara, 2016).

Algunas especies de quitridiomycetos son patógenas para la fauna silvestre. La enfermedad más trascendente y conocida en los últimos tiempos es la quitridiosis, producida por *Batrachochytrium dendrobatidis*, hongo parásito que ha sido señalado como parcialmente responsable de infecciones que han llevado al declive poblacional y a

la extinción de anfibios de diferentes familias en todo el mundo (Berger *et al.*, 1998), y especialmente de las familias Bufonidae, Dendrobatidae y Aromobatidae, en los Andes venezolanos (Lampo, *et al.*, 2008). Esta enfermedad ha provocado la extinción de poblaciones anfibias en los diversos continentes y en diferentes tipos de ambientes (Figura 15) (Molina y Péfaur, 2010).



Figura 15. Localidades donde *Batrachochytrium dendrobatidis* (Phylum Chytridiomycota) ha sido estudiado para su detección en anfibios, principalmente de la Clase Anura. Su presencia se asocia con la declinación poblacional de este grupo de vertebrados. Puntos rojos= localidad positiva; puntos verdes= localidad aproximada negativa; puntos blancos= localidad exacta negativa (Watkinson *et al.*, 2016).

Numerosas especies de setas basidiomicetas venenosas causan intoxicación y alucinaciones (Furci, 2007). El ascomiceto *Claviceps purpurea* infecta las flores del centeno y otros cereales, produciendo una estructura llamada cornezuelo donde usualmente se formaría una semilla en la cabeza del grano. Cuando el ganado come este grano o cuando los humanos comen pan elaborado con harina de centeno contaminada con cornezuelo, pueden envenenarse por las sustancias tóxicas presentes, con graves consecuencias para la salud.

Enfermedades en Humanos

Ciertos hongos causan infecciones tanto superficiales como sistémicas o profundas en humanos. Las superficiales involucran a infecciones de piel, cabello o uñas. Las tiñas, la caspa y el pie de atleta son ejemplos de esas infecciones micóticas: puesto que estos hongos infectan capas muertas de piel que no se alimentan por capilares, el sistema inmunológico no puede lanzar una respuesta efectiva para contrarrestarlas, de allí la dificultad para su eliminación. También es muy frecuente la candidiasis, una enfermedad de transmisión sexual producida por *Candida albicans*. Las enfermedades consideradas como micosis profundas en humanos son relativamente frecuentes en el mundo. En Venezuela, aparecen en forma de Aspergilosis, Coccidioidomicosis, Criptococosis, Histoplasmosis, Paracoccidioidomicosis, de las cuales la última es la de mayor frecuencia, según un estudio realizado en 2002 por Reviákina, tal como se señala en la Figura 16.

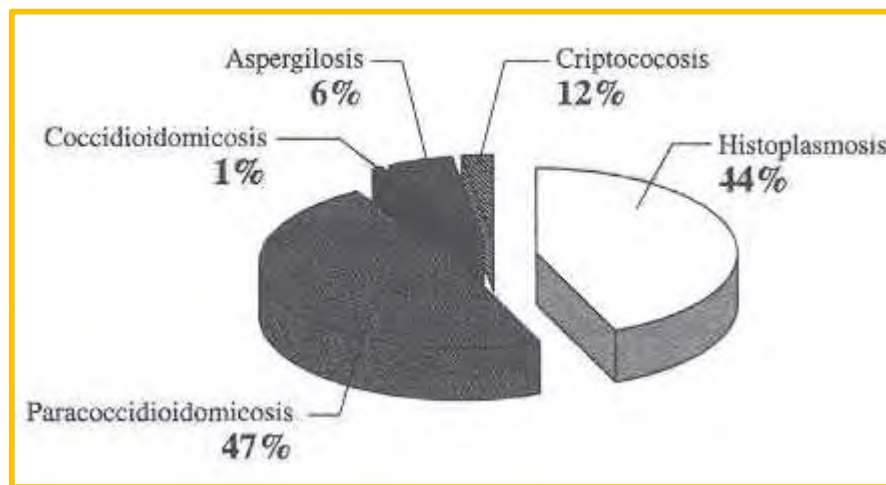


Figura 16. Frecuencia de las micosis profundas sistémicas en pacientes sin VIH/SIDA, registrados en Venezuela durante el período 1997-2001. Fuente: Reviákina *et al.* (2002).

Usos industriales, Técnicos y Científicos

Los hongos prestan una variedad de servicios, comprometiendo positivamente la calidad de vida de los humanos, pues son responsables tanto de ganancias como de pérdidas económicas. Multitud de personas se alimentan con los productos elaborados gracias a su acción, entre otras, se los cultiva para elaborar varios medicamentos y se los usa para fabricar químicos industriales y lograr biorremediación ambiental.

A los hongos se los explota, entre otras cosas, por la capacidad fermentadora de las levaduras para producir pan y bebidas alcohólicas; las levaduras producen alcohol etílico y dióxido de carbono a partir de la glucosa y otros azúcares mediante fermentación.

Especies de levaduras del género *Saccharomyces* (ascomicetos) se usan para producir vino, cerveza y otras bebidas fermentadas. El vino se produce cuando las levaduras fermentan fructosa, y la cerveza resulta cuando las levaduras fermentan azúcar derivada del almidón en los granos (por lo general, cebada). *Saccharomyces cerevisiae*, conocida como levadura del panadero, se usa para preparar pan, pizza y otros productos de la harina de trigo. Durante el proceso de elaboración del pan, el dióxido de carbono producido por la levadura **queda atrapado en la masa como burbujas, lo que hace que la masa “suba”**; esto otorga al pan con levadura su calidad ligera. Tanto el dióxido de carbono como el alcohol, producidos por la levadura, escapan durante la cocción. Entre los basidiomicetos, ciertos hongos son comestibles y forman parte de una gastronomía exquisita a nivel mundial: existen unos 200 tipos de setas comestibles. También estos hongos participan en la gastronomía de los quesos con sabores; por ejemplo, el sabor único de quesos como Roquefort, Brie, Gorgonzola y Camembert se produce al utilizar especies de *Penicillium* sp.

Los biólogos usan *Saccharomyces cerevisiae* para estudiar en genética molecular, la forma en cómo los genes regulan la división celular, para resolver problemas de recombinación genética, y para detectar la correlación entre edad celular y cáncer (Solomon *et al.*, 2013). De manera combinada con determinadas técnicas, los hongos ayudan a producir medicamentos y químicos. Los medicamentos derivados de los hongos incluyen a los antibióticos cefalosporinas (producidas por *Cephalosporium* sp.), estatinas (que se usan para bajar los niveles del colesterol sanguíneo) y las ciclosporinas (utilizadas para suprimir respuestas inmunológicas en pacientes que reciben trasplantes de órganos). *S. cerevisiae* también se usa para estudiar el mecanismo de acción de los medicamentos antimicóticos y la resistencia a esos medicamentos.

Muchos hongos han sido clave para el desarrollo científico, tanto a nivel teórico como a nivel práctico; por ejemplo, a nivel teórico se logró la demostración del crecimiento poblacional con la curva sigmoidea del crecimiento logístico, utilizando a *S. cerevisiae* que permitió un gran avance en ecología y en estadística (Carlson, 1913). Por otra parte, a nivel práctico, Alexander Fleming, bacteriólogo británico, descubrió en 1928 la penicilina, producida por el moho *Penicillium notatum*, que todavía se encuentra entre los antibióticos más efectivos y de mayor uso, a nivel mundial. Más aún, en 1948, el científico italiano Guisepe Brotzu aisló cepas del hongo *Cephalosporium acremonium* desde una alcantarilla en Cerdeña, desde la cual fue aislada la primera Cefalosporina, denominada cefalosporina de primera generación, que era efectiva contra la *Salmonella typhi* (Murray *et al.*, 2009). Actualmente, se estudian hongos (por ejemplo, ciertas especies de microsporidios) para el control biológico de patógenos y plagas de insectos. En particular, ciertos hongos son y serán de gran beneficio para la agricultura puesto que pueden usarse, junto con algunas bacterias, en la descontaminación de tierras de cultivo y para limpiar otras de los derrames de petróleo. Todas estas acciones colocan a los hongos en una situación privilegiada en el futuro, para lograr biorremediación de ambientes y disminuir los riesgos de extinción de la biodiversidad.

Si a esto se agrega que algunos hongos son de gran ayuda en el restablecimiento del equilibrio de la Naturaleza, ya que pueden biodegradar pesticidas, herbicidas, alquitrán de hulla y petróleo, convirtiendo estos productos en dióxido de carbono y en los elementos básicos de los que están compuestos, puede señalarse que los hongos son de una importancia capital para el desarrollo de nuevas tecnologías y usos, adecuadas a las necesidades actuales de la industria, la agricultura, la medicina y las investigaciones científicas consecuentes.

Nota: Se agrega en Anexo 1 la clasificación del Reino Fungi, según la propuesta de Ruggiero *et al.* (2015).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

(Citadas y Recomendadas para su Lectura)

- Baldauf, S. y Palmer, J. 1993. Animals and fungi are each other's closest relatives: congruent evidence from multiple proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(24): 11558.
- Berger, L., R. Spare, P. Daszak, D. E. Green, A. A. Cunningham, *et. al.* 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95: 9031-9036.
- Carlson, T. 1913. Über Geschwindigkeit und Grösse der Hefevermehrung in Würze. *Biochem. Z.*, 57: 313-334. En: Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press. New Haven.
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*, 14: 461-481.
- Cavalier-Smith, T. 2018. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*, 255(1): 297-357.
- Deacon, J. 2005. *Fungal Biology*. Blackwell Publishers, Cambridge, Mass. ISBN 1-4051-3066-0.
- Evert, R. y Eichhorn, S. 2013. *Raven Biology of Plants*. W. H. Freeman and Company Publishers. New York.
- Foil, C. S. 2000. Dermatofitosis., 56: 385-394. En: Greene, C. F. (Ed.). 2000. *Enfermedades infecciosas en perros y gatos*. Segunda Edición. McGraw-Hill Interamericana. México.
- Furci, G. M. 2007. *Fungi Austral*. Guía de campo de los hongos más vistosos de Chile. Andros Impresores, Santiago de Chile.
- Hawksworth, D. y Lücking, R. 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016.
- Hibbett, D., *et al.* (2007). A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research*, 111 (5): 509-47.
- Hibbett, D., Blackwell, M., James, T., Spatafora, J., Taylor, J. y Vilgalys, R. 2018. Phylogenetic taxon definitions for Fungi, Dikarya, Ascomycota and Basidiomycota. *IMA Fungus*, 95: 291-298.
- Jaffé, K. 2004. *El mundo de las hormigas*. Equinoccio, Ediciones de la Universidad Simón Bolívar, Fundación Polar. Caracas.
- Kirk P., Cannon P., Minter D. y Stalpers J. 2008. *Dictionary of Fungi*, 10th Edition. Oxon, UK: CAB International.
- Krebs, Ch. J. 2014. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 6th edition. Pearson. Harlow, Essex.

- Lampo, M., Sánchez, D., Nicolas, A., Márquez, M., Nava-González, F. **et al.** 2008. *Batrachochytrium dendrobatidis* in Venezuela. *Herpetological Review*, 39(4): 449-454.
- Manzuc, P. y Tártara, G. 2016. Dermatitis por *Malassezia pachydermatitis*. Pp: 49- 58. En: Rodríguez-Beltrán, L. y Manzuc, P. (Ed.). Prurito canino: Diagnóstico y Tratamiento. Segunda Edición. Inter-Médica Editorial. Buenos Aires.
- Mauseth, J. 2016. Botany: an introduction to plant biology. Sixth edition. Jones y Bartlett Learning, Burlington, Mass.
- Molina, C. y Péfaur, J. E. 2010. Declinación de poblaciones de anfibios: Una revisión bibliográfica comentada (1960 – 2000). *Revista de Ecología Latinoamericana*, 15 (3): 31-46.
- Mueller, G. y Schmit J. 2006. Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? *Biodiversity and Conservation*, 16: 1-5.
- Murray, P. R., Rosenthal, K. S. y Pfaller, M. A. 2009. Pp: 199 -208. En: Murray, P. R. (Ed.). Microbiología Médica. Sexta edición. Elsevier-Mosby. Madrid.
- Naranjo-Ortiz, M. y Gabaldón T. 2019. Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the Fungi. *Biological Reviews*. 94(6). <https://doi.org/10.1111/brv.12550>.
- Reviákina, V., Panizo, M., Dolande, M. y Maldonado, B. 2002. Micosis profundas sistémicas: Casuística del Departamento de Micología del Instituto Nacional de Higiene "Rafael Rangel" durante 5 años (1997-2001). *Rev. Soc. Ven. Microbiol.* 22(2).
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015a. A higher-level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10(4): 1-60.
- Ruggiero, M., D. Gordon, T. Orrell, N. Bailly, T. Bourgoin, R. Brusca, T. Cavalier-Smith, M. Guiry y Kirk P., 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE*, 10(6): 1-54.
- Smith, S. y Read D. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. New York.
- Solomon, E., L. Berg, y Martin D., 2013. Biología. 9ª Edición. Cengage Learning Latinoamérica, México D. F.
- Tedersoo, L., S. Sánchez-Ramírez, U. Kõljalg **et al.** 2018. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*, 90: 135. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0>
- Watkinson, S, L. Boddy y Money N. 2016. The Fungi. Third Edition. Elsevier, Amsterdam.

Anexo 1. Clasificación del Reino Fungi provista por Ruggiero *et al.* (2015 a y b), conteniendo los rangos desde Superreino hasta Orden; donde los nombres por debajo del rango Infrarreino están ordenados alfabéticamente dentro de cada rango parental, excepto para los taxones sin nombre (N.N.) y los corchetes indican sinónimos.

SUPERREINO EUKARYOTA
REINO FUNGI
SUBRREINO DIKARYA [= NEOMYCOTA]
Phylum Ascomycota
Subphylum Pezizomycotina
Clase Archaeorhizomycetes
Orden Archaeorhizomycetales
Orden Lahmiales
Orden Triblidiales
Clase Arthoniomycetes
Orden Arthoniales
Clase Dothideomycetes
Subclase N.N.
Orden Acrospermales
Orden Botryosphaeriales
Orden Hysteriales
Orden Jahnulales
Orden Koralionastetales
Orden Patellariales
Orden Trypetheliales
Subclase Dothideomycetidae
Orden Capnodiales
Orden Dothideales
Orden Microthyriales
Orden Myriangiales
Subclase Meliolomycetidae
Orden Meliolales
Subclase Pleosporomycetidae
Orden Mytilinidales
Orden Pleosporales
Clase Eurotiomycetes
Subclase Chaetothyriomycetidae
Orden Chaetothyriales
Orden Pyrenulales
Orden Verrucariales
Subclase Eurotiomycetidae
Orden Arachnomycetales
Orden Ascosphaerales
Orden Coryneliales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Eurotiales
	Orden Onygenales
Subclase Mycocaliciomycetidae	
	Orden Mycocaliciales
Clase Laboulbeniomycetes	
	Orden Laboulbeniales
	Orden Pyxidiophorales
Clase Lecanoromycetes	
Subclase N.N.	
	Orden Candelariales
	Orden Umbilicariales
Subclase Acarosporomycetidae	
	Orden Acarosporales
Subclase Lecanoromycetidae	
	Orden Lecanorales
	Orden Lecideales
	Orden Peltigerales
	Orden Rhizocarpales
	Orden Teloschistales
Subclase Ostropomycetidae	
	Orden Agyriales
	Orden Baeomycetales
	Orden Ostropales
	Orden Pertusariales
Clase Leotiomyces	
	Orden Cyttariales
	Orden Erysiphales
	Orden Geoglossales
	Orden Helotiales
	Orden Leotiales
	Orden Mediolariales
	Orden Rhytismatales
	Orden Thelebolales
Clase Lichinomycetes	
	Orden Eremithallales
	Orden Lichinales
Clase Orbiliomycetes	
	Orden Orbiliales
Clase Pezizomycetes	
	Orden Pezizales
Clase Sordariomycetes	
Subclase N.N.	
	Orden Phyllachorales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Trichosphaeriales
	Subclase Hypocreomycetidae
	Orden Coronophorales
	Orden Hypocreales
	Orden Melanosporales
	Orden Microascales
	Subclase Sordariomycetidae
	Orden Boliniales
	Orden Calosphaeriales
	Orden Chaetosphaeriales
	Orden Coniochaetales
	Orden Diaporthales
	Orden Ophiostomatales
	Orden Sordariales
	Subclase Spathulosporomycetidae
	Orden Lulworthiales
	Subclase Xylariomycetidae
	Orden Xylariales
	Subphylum Saccharomycotina
	Clase Saccharomycetes
	Orden Saccharomycetales
	Subphylum Taphrinomycotina
	Clase Neolectomycetes
	Orden Neolectales
	Clase Pneumocystidomycetes
	Orden Pneumocystidales
	Clase Schizosaccharomycetes
	Orden Schizosaccharomycetales
	Clase Taphrinomycetes
	Orden Taphrinales
	Phylum Basidiomycota
	Clase Entorrhizomycetes
	Orden Entorrhizales
	Orden Wallemiales
	Subphylum Agaricomycotina
	Clase Agaricomycetes
	Subclase N.N.
	Orden Auriculariales
	Orden Cantharellales
	Orden Corticiales
	Orden Gloeophyllales
	Orden Hymenochaetales
	Orden Polyporales
	Orden Russulales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Sebacinales
	Orden Thelephorales
	Orden Trechisporales
Subclase Agaricomycetidae	
	Orden Agaricales
	Orden Atheliales
	Orden Boletales
Subclase Phallomycetidae	
	Orden Geastrales
	Orden Gomphales
	Orden Hysterangiales
	Orden Phallales
Clase Dacrymycetes	
	Orden Dacrymycetales
Clase Tremellomycetes	
	Orden Cystofilobasidiales
	Orden Filobasidiales
	Orden Tremellales
Subphylum Pucciniomycotina	
Clase Agaricostilbomycetes	
	Orden Agaricostilbales
	Orden Spiculogloeales
Clase Atractiellomycetes	
	Orden Atractiellales
Clase Classiculomycetes	
	Orden Classiculales
Clase Cryptomycocolacomycetes	
	Orden Cryptomycocolacales
Clase Cystobasidiomycetes	
	Orden Cystobasidiales
	Orden Erythrobasidiales
	Orden Naohideales
Clase Microbotryomycetes	
	Orden Hetrogastridiales
	Orden Leucosporidiales
	Orden Microbotryales
	Orden Sporidiobolales
Clase Mixiomycetes	
	Orden Mixiales
Clase Pucciniomycetes	
	Orden Helicobasidiales
	Orden Pachnocybales
	Orden Platygloeales
	Orden Pucciniales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Septobasidiales
Subphylum Ustilaginomycotina	
Clase N.N.	
	Orden Malasseziales
Clase Exobasidiomycetes	
	Orden Ceraceosorales
	Orden Doassansiales
	Orden Entylomatales
	Orden Exobasidiales
	Orden Georgefischeriales
	Orden Microstromatales
	Orden Tilletiales
Clase Ustilaginomycetes	
	Orden Urocystidales
	Orden Ustilaginales
SUBREINO EOMYCOTA	
Phylum Chytridiomycota	
Clase Blastocladiomycetes [= Allomycetes]	
	Orden Blastocladales
Clase Chytridiomycetes	
	Orden Chytridiales
	Orden Lobulomycetales
	Orden Neocallimastigales
	Orden Olpidiales
	Orden Rhizophlyctidales
	Orden Rhizophydiales
	Orden Spizellomycetales
Clase Monoblepharidomycetes	
	Orden Monoblepharidales
Phylum Glomeromycota	
Clase Glomeromycetes [= Glomomycetes]	
	Orden Archaeosporales
	Orden Diversisporales
	Orden Glomerales
	Orden Paraglomerales
Phylum Zygomycota	
Subphylum N.N.	
Clase N.N.	
	Orden Basidiobolales
Subphylum Entomophthoromycotina	
Clase N.N.	
	Orden Entomophthorales
Subphylum Kickxellomycotina	
Clase N.N.	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Asellariales
	Orden Dimargaritales
	Orden Harpellales
	Orden Kickxellales
Subphylum Mortierellomycotina	
Clase N.N.	
	Orden Mortierellales
Subphylum Mucoromycotina	
Clase N.N.	
	Orden Endogonales
	Orden Mucorales
Subphylum Zoopagomycotina	
Clase N.N.	
	Orden Zoopagales

CAPÍTULO 8

SUPERGRUPO PLANTAE

Benito Enrique Briceño †

Laboratorio de Fitobioteología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela

INTRODUCCIÓN

En el Diccionario de Botánica de Font Quer (1979), la palabra *planta* se utiliza para denominar a los pimpollos o vástagos tiernos de un árbol, arbusto o hierba, plantados o a punto de plantar. Pero, de acuerdo con Sudgen (1984), planta es un organismo que tiene todas, o casi todas, las siguientes características: capacidad de sintetizar carbohidratos mediante fotosíntesis, posesión de paredes celulares que contienen celulosa, ciclo vital consistente en una alternancia de generaciones e incapacidad de desplazarse. Bresinsky *et al.* (2013) definen a las plantas como organismos que contienen plástidos, núcleo verdadero con membrana nuclear y varios cromosomas. Los plástidos se presentan como organelos celulares que devienen como cloroplastos, cromoplastos o leucoplastos bajo condiciones favorables.

En este sentido, las plantas se pueden definir de manera amplia como organismos eucariotas, pluricelulares, que habitan en medios sólidos, líquidos o gaseosos; que poseen cloroplastos con clorofila *a* y ficobilisoma (cuerpos en forma de disco o esféricos con ficoeritrina-ficocianina), o con clorofila *a*, *c* y ficobilisoma, o clorofila *a* y *c*, o clorofila *a* y *b*; considerados osmotróficos (que toman sustancias que están disueltas) u osmotróficos y fagotróficos; con o sin pared celular; de crecimiento limitado o abierto (ilimitado); sin capacidad de desplazamiento o, si la posee, es limitada; y con un ciclo vital con alternancia de generaciones y presencia de esporas.

Otro concepto relacionado con las plantas es el término *botánica*, que ha sido utilizado desde los tiempos de Dioscórides (Siglo I DC) para denotar o referirse a las hierbas medicinales y proviene del griego *botanike* y éste de *bota'ne* que significa hierba, es decir que en un principio fue la ciencia de las hierbas para posteriormente abarcar también el estudio de las plantas leñosas (Font Quer, 1982). Hoy en día es más común utilizar el **sinónimo “Ciencia de las plantas” que usar el término botánica (Bresinsky et al., 2013)**. Otra palabra relacionada es *flora*, un concepto grupal del conjunto de plantas, sea local, regional o global. De igual modo, más recientemente, se ha acuñado la expresión *fitología* (del griego *phy'ton* = planta, *logo* = estudio) para englobar a las ciencias que estudian las plantas.

El adjetivo *vegetal* (de vegetar) también es utilizado como sinónimo de planta, el cual describe a un ser orgánico que crece y vive, pero no muda de lugar por impulso orgánico; este término, según Font Quer (1979), carece de significado científico preciso, sin embargo, se sigue usando en textos botánicos y biogeográficos. Por otra parte, el vocablo *vegetación* describe al tipo o a los tipos de plantas que pueden vivir exitosamente en una región dentro de las limitaciones impuestas por el clima y otros elementos del medio ambiente (Bidwell, 1979).

SERES FOTOAUTÓTROFOS

Particularmente, las plantas tienen una fisiología que les permite utilizar materiales inorgánicos y valiéndose de la energía lumínica, organificarlos y luego asimilarlos. Este comportamiento les da la capacidad de ser los principales formadores de suelos y colaboradores del incremento de la calidad orgánica de los mismos, siendo los precursores en el mundo orgánico (Font Quer, 1982). Estos seres son fotoautótrofos (*foto* = que utilizan la luz como fuente de energía, *autótrofo* = que utilizan el CO₂ como fuente de carbono) y, a diferencia de los organismos quimioheterótrofos (*quimio* = que utilizan los compuestos inorgánicos como fuente de energía, *heterótrofos* = que utilizan los compuestos orgánicos como fuente de carbono), son capaces de sobrevivir sin nutrición orgánica. Los organismos fotoautótrofos, al absorber los fotones de la energía solar, excitan las moléculas de clorofila confinadas en los cloroplastos y estas moléculas excitadas pueden disponer de la energía como calor, fluorescencia, energía de transferencia o fotoquímica, capaces de convertir la energía lumínica en energía química y fijar dióxido de carbono (CO₂).

Este proceso se denomina fotosíntesis y se produce en las células especializadas del mesófilo de las hojas de una planta, en el que se encuentran los cloroplastos (organelos que contienen el principal pigmento fotosintético: la clorofila). Estos organelos poseen dos membranas (externa e interna), donde la membrana interna encierra el estroma (región que posee las enzimas para la síntesis de moléculas de carbohidrato). Dentro del estroma se encuentran los tilacoides, sacos planos discoidales en cuyas membranas se hallan los pigmentos fotosintéticos capaces de absorber diferentes longitudes de onda de la luz visible. Estos pigmentos se encuentran asociados a enzimas específicas y proteínas en la membrana del tilacoide, en unidades llamadas complejos antena. En todos los eucariotas fotosintetizadores, la luz es absorbida por los pigmentos antena, que transfieren la energía al centro de reacción (complejo proteína-clorofila y pigmentos accesorios).

En el centro de reacción (fotosistema I y fotosistema II que funcionan en serie) se inicia una serie compleja de reacciones químicas que capturan la energía en forma de enlaces químicos en el adenosin trifosfato (ATP) y nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADP⁺). La NADP⁺ se puede reducir y formar NADPH, un transportador de hidrógeno capaz de proporcionar electrones de alta energía para impulsar reacciones tales como la fijación de carbono en la fotosíntesis.

Los pigmentos anexos a la clorofila, tanto carotenoides como xantófilas, contribuyen a la disipación del exceso de energía que puede dañar al sistema fotosintético. El CO₂ fijado de la atmósfera por la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa, denominada rubisco, reacciona con la ribulosa-1,5-bifosfato en el estroma del cloroplasto (fase soluble) que, junto con el agua, son combinados, reducidos y convertidos a carbohidratos (Ciclo de Calvin o ciclo reductivo de la pentosa fosfato); la energía utilizada en este proceso proviene de la energía obtenida de la luz solar y almacenada en las moléculas de ATP y NADPH (Taiz y Zeiger, 1998).

Otras rutas metabólicas asociadas con la fijación fotosintética del CO₂ logran minimizar la pérdida de agua y son características de plantas que viven en ambientes con luz solar intensa, elevadas temperaturas o sequía. En la vía C₄ (ciclo de asimilación de carbono fotosintético C₄) el CO₂ es unido al fosfoenolpiruvato (PEP) por la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa para formar un compuesto de cuatro carbonos, que luego de atravesar una serie de reacciones químicas, finalmente ingresa en el ciclo de Calvin. Los organismos que presentan esta vía son más eficientes que aquellos que utilizan la vía C₃, pues la fijación del oxígeno por la rubisco (enzima que participa en los primeros pasos de la fijación del carbono), cuando la concentración de CO₂ es baja con relación a la concentración de oxígeno, lleva a la formación de ácido glicólico que, a través de ciertas reacciones químicas, se convierte en glicina. Ésta, al ser transportada a las mitocondrias, es transformada en serina y amoníaco con liberación de CO₂ sin producción de ATP ni NADH (fotorespiración). En las plantas C₄ la fotorespiración está muy limitada. Otra vía metabólica es la denominada fotosíntesis CAM o metabolismo ácido crasuláceo. En esta vía, la asimilación de CO₂ tiene lugar de noche, cuando a pesar de que las plantas tienen abiertos los estomas, la pérdida de agua debido a la transpiración es mínima (Curtis y Barnes, 2000).

Los cloroplastos son semiautónomos, con su propio ADN y aparato completo para la síntesis de proteínas. Muchas de las proteínas que forman parte del aparato fotosintético y toda la clorofila y los lípidos son sintetizados en los cloroplastos. Otras proteínas son codificadas por genes nucleares, sintetizadas en el citoplasma y llevadas al cloroplasto (Taiz y Zeiger, 1998). En algunos organismos los cloroplastos están envueltos por tres o cuatro membranas, las cuales son consideradas como remanentes de la pared celular de los primeros organismos vivos. Según algunos autores (Gray, 1992; Margulis, 1993; Whatley, 1993), los cloroplastos son descendientes de una relación simbiótica entre una cianobacteria y una célula eucariota no fotosintetizadora.

La clorofila es sintetizada en una ruta biosintética que consiste en más de una docena de etapas, que están muy coordinadas y reguladas en la célula. La regulación es esencial, pues muchos de los intermediarios fotosintéticos son dañinos para los componentes celulares. La primera fase de la biosíntesis de la clorofila consiste de seis etapas enzimáticas para producir protoporfirina IX, iniciándose con el ácido glutámico. En las siguientes etapas, el magnesio (Mg) es insertado, y en presencia de luz, se produce la ciclación del anillo E, la reducción del anillo D y la unión de una cadena de fitol (Figura 1A) (Taiz y Zeiger, 1998). Al final de la síntesis, la clorofila está compuesta sobre la base de una molécula de porfirina configurada por cuatro anillos de pirrol, cuyos cuatro átomos de nitrógeno se unen a una molécula central de magnesio y a una cadena de fitol. La diferencia entre las clorofilas *a*, *b* y *c* está en los radicales que se unen al esqueleto de porfirina (Figura 1A) y ellas se diferencian de las ficoeritrinas (rojas) y ficocianinas (azules), fundamentalmente porque estas últimas presentan estructura abierta de las moléculas de pirrol y ausencia del átomo de magnesio (Izco, 2004) (Figura 1B).

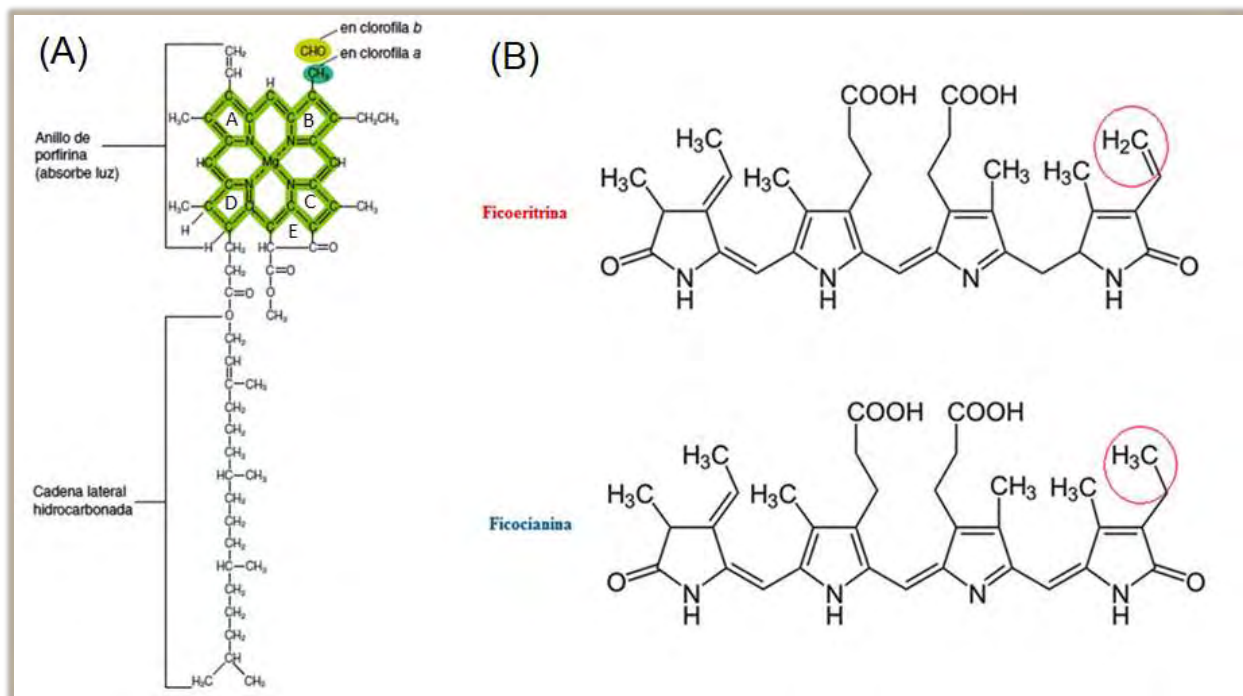


Figura 1. Estructura química de las moléculas de: (A) clorofila, (B) ficoeritrina y ficocianina. Fuente: Modificado de https://colegiosancarlosquilicura.cl/wp-content/uploads/2020/09/IVoDIF.BIOLOGIA_RETROALIMENTACION-GUIA-No21-Y-GUI%CC%81A-No22-CON-ACTIVIDAD-ONLINE_21-AL-25-SEPTIEMBRE.pdf y <https://steemit.com/steempres/@josedelacruz/ficobilinasentrerojoyazul-31fka0uvkk>

Aunque todas las plantas verdes obtienen el carbono a partir de la fotosíntesis, el modo en que destinan sus productos a los procesos básicos de crecimiento y mantenimiento varía grandemente, presentando diversas formas de captar los recursos esenciales (luz, agua, carbono, minerales) para sustentar dicho proceso. Igualmente, las interacciones que se establecen entre las plantas y otros organismos dependen directa o indirectamente de la nutrición.

Si en la interacción dentro o entre especies hay competencia de las plantas autótrofas por una fuente limitada de nutrientes, se habla de alelopatía. Sin embargo, existen interacciones de tipo heterótrofas en la misma planta y/o con otros organismos relacionados con la planta en cuestión (Sonnewald, 2013). En este último caso se pueden mencionar: a) plantas que producen clorofila y realizan fotosíntesis, pero los nutrientes inorgánicos no lo toman del suelo a través de la raíz sino por medio de haustorios desde el xilema del hospedero (Figura 2B), por ejemplo muérdago folioso o muérdagos verdaderos o pajarito (*Viscum album* L., Santalaceae) (Figura 2A); b) plantas que no producen clorofila ni realizan fotosíntesis, pero reciben suficiente material orgánico desde el xilema del hospedero, como en *Lathraea* L. (Orobanchaceae); y c) plantas que no producen clorofila ni realizan fotosíntesis, pero que están conectadas a los tubos cribosos del floema del hospedero por medio de células de transferencia especiales para tomar los asimilados o carbohidratos, como en *Striga* Lour., *en Orobanche* L. (Orobanchaceae) y en *Cuscuta* L. (Cuscutaceae) (Figura 3A y B).

Según Agrios (1991) existen unas 2.500 especies de plantas con semillas que viven como parásitas de otras plantas; algunas de ellas, como las orquídeas, son epífitas y por poseer clorofila y raíces pueden elaborar su propio alimento (fotoautótrofas), pero dependen del hospedero en lo que se refiere a ciertos minerales disueltos y quizás a algunas sustancias orgánicas.

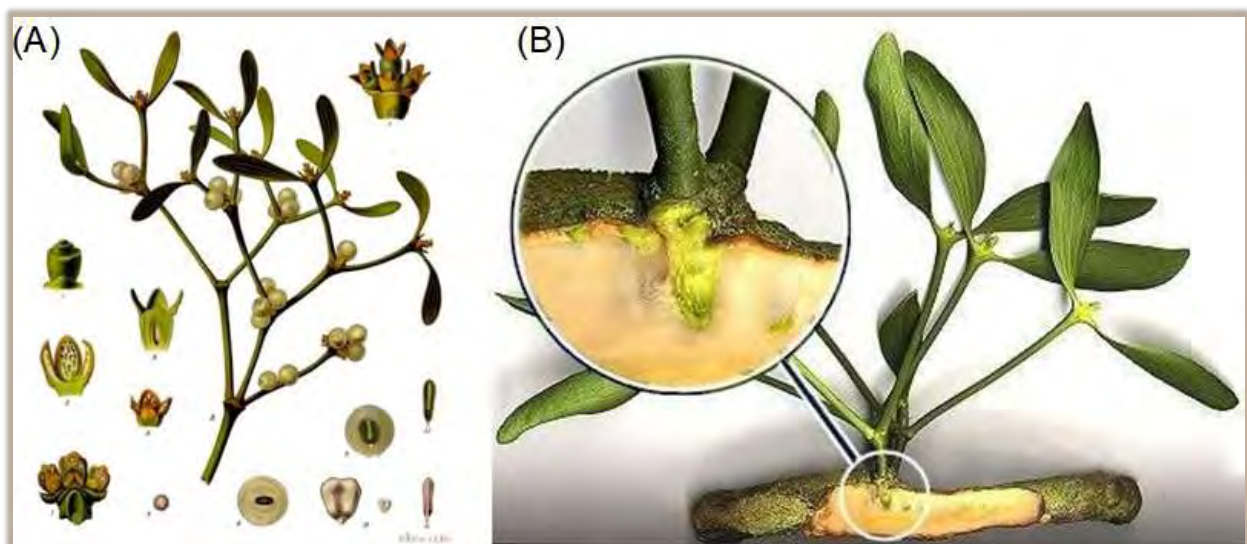


Figura 2. *Viscum album* L. (Santalaceae). (A) Detalles de la planta. (B) Detalle del haustorio. Fuente: (A) https://es.wikipedia.org/wiki/Viscum_album (B) <https://es.quora.com/>



Figura 3. Ilustraciones de Thomé (1885) de *Lathraea squamaria* L. y *Orobanche lutea* L. (Familia: Orobanchaceae). Fuente: www.biolib.de

Para las plantas que usan a otras plantas como sostén, el término parásito (del latín *parasitus*) aplicaría mejor que epífita, porque todos los organismos fotoautótrofos que utilizan como sostén a otro fotoautótrofo están tomando la energía paralelamente a él. Pero, además, el peso que debe soportar el que la hospeda o sostiene (hospedero), más la afección que muchas de éstas epífitas producen en las hojas del hospedero, limitando y quizás anulando la fotosíntesis, pudieran ser causantes de un promedio de vida menor de la planta anfitrión. Según Lenzi y Vannier-Santos (2007) **el enfoque del “fenómeno parasitismo” es tradicional, antropocéntrico y militarista, para luego estos mismos autores (Vannier-Santos y Lenzi, 2011) hacer hincapié en la urgente necesidad de cambiar la mirada al fenómeno del parasitismo, proponiendo el término “cohabitante” por ser más preciso que el de parásito.**

EL CICLO DE VIDA DE LAS PLANTAS

En las plantas, como en los demás eucariotas, la meiosis determina su ciclo de vida o ciclo biológico. Drew (1955) y Chapman y Chapman (1961) clasificaron los ciclos de vida basados en el ciclo nuclear, esto es, en haplontico (n), donde el cigoto es diploide y la meiosis ocurre durante su germinación; y en diplontico ($2n$), donde el organismo es diploide y únicamente los gametos son haploides. Por otra parte, un ciclo de vida haplobióntico posee un solo tipo de organismo (un haploide o un diploide); mientras que en un ciclo de vida diplobióntico están presentes individuos haploides y diploides.

Ahora bien, basados en la morfología, el ciclo de vida diplobióntico puede ser: (1) Monomórfico o isomórfico, en el cual la generación gametofítica y esporofítica son morfológicamente similares, (2) Dimórfico o heteromórfico, donde las dos generaciones son morfológicamente diferentes y, (3) Trimórfico, donde se producen tres tipos de sucesiones morfológicas (Kumar y Singh, 1979). En estos organismos los gametos se producen en gametangios si no hay diferencias entre los sacos masculinos y femeninos, aunque el gameto masculino y el femenino pudieran ser diferentes en tamaño. En otros grupos, el gameto masculino puede o no ser flagelado y la estructura que lo contiene es llamada anteridio y el gameto femenino (oosfera), es inmóvil y es expulsado al exterior donde es fecundado o es retenido en el oogonio donde es fecundado y luego expulsado al exterior.

El ciclo de vida o ciclo biológico de las plantas terrestres evolucionó de diplobióntico a haplobióntico (Figura 4):

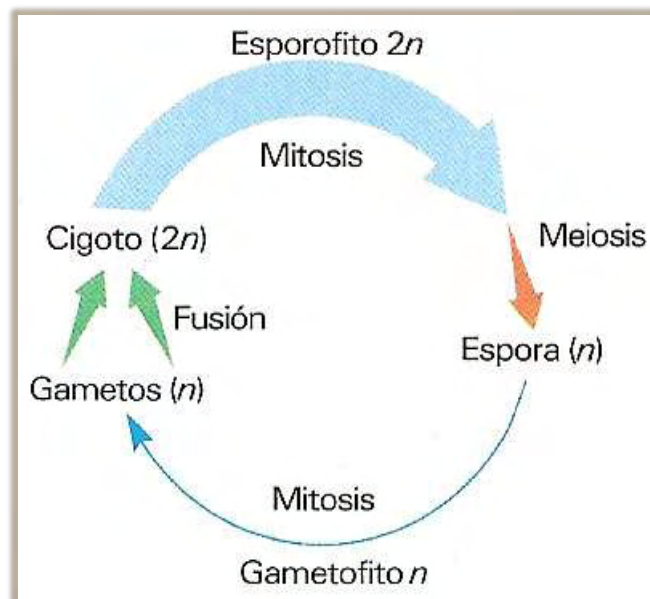


Figura 4. Ciclo de vida o ciclo biológico de las plantas terrestres. Fuente: Elaborada por el autor.

1. Con alternancia de dos generaciones heteromorfas, donde el aparato vegetativo corresponde al gametofito haploide (n), en la que se diferencian los gametos masculinos flagelados (anterozoide) dentro de los anteridios y el gameto femenino inmóvil (oosfera) en el arquegonio. Al unirse la oosfera con el anterozoide se forma el cigoto ($2n$) y luego el embrión ($2n$) dentro del arquegonio, originando el esporofito ($2n$) que crece sobre el cuerpo vegetativo del gametofito. En la cápsula (esporangio) del esporofito, la célula madre de las esporas sufre meiosis que origina esporas haploides (n) las cuales, al germinar, producen un protonema (n) que se diferencia en el gametofito (n).

2. Con alternancia de dos generaciones heteromorfas, cuyo aparato vegetativo corresponde al esporofito diploide ($2n$). Los esporangios y las células madres de las esporas cursan meiosis originando esporas haploides (n), las que al germinar forman el gametofito (n). En el gametofito se diferencia el anteridio, en cuyo interior están los anterozoides o espermatozoides, y el arquegonio, con la oosfera u óvulo. La fusión del anterozoide con la oosfera forma el cigoto ($2n$) que origina el embrión ($2n$), el cual, por crecimiento continuo dentro del arquegonio, produce el esporofito que posteriormente se independiza del gametofito o protalo (n). Las esporas pueden ser del mismo tamaño (isosporadas) o de diferentes tamaños (heterosporadas). En este último caso las esporas pequeñas originan microprotalos (masculinos) y las esporas grandes forman megaprotalos (femeninos).

3. El esporofito diploide ($2n$) presenta microesporangios o estambres ($2n$) donde se produce la meiosis, originando microesporas o granos de polen haploide (n). En las gimnospermas, el grano germina en uno o varios tubos polínicos que llevan células de anteridio y células vegetativas. En las angiospermas, el grano de polen, al germinar, produce un tubo polínico que lleva células vegetativas y generativas. En el saco embrionario de las gimnospermas, en el macrosporangio u óvulo (nucela), la meiosis origina un megaprotalo multicelular haploide (endosperma primitivo). En las angiospermas, el saco embrionario está constituido por núcleos polares, células antipodales y aparatos del huevo, todos haploides. La fusión del espermatozoide o célula espermática (llevadas en el tubo polínico) con la oosfera del arquegonio en las gimnospermas, o la oosfera del saco embrionario en las angiospermas, originan el cigoto ($2n$), formándose el embrión ($2n$). En este caso el embrión deshidratado está protegido por restos del óvulo o rudimento seminal originándose la semilla, tanto en las gimnospermas como en las angiospermas. Además, en las angiospermas, la semilla se encuentra protegida por el carpelo (hojas modificadas) que se transforma en fruto. Cualquiera sea el caso, la semilla originará un esporofito ($2n$).

ORIGEN DE LAS PLANTAS

Los organismos primitivos celulares evolucionaron siguiendo dos rutas principales: los quimioheterótrofos, con ausencia de pared celular, pero con capacidad de desplazamiento, probable origen de los animales (*sensu latum*); y 2) los fotoautótrofos,

con adquisición de pared celular y pérdida de la motilidad, posible vía hacia las plantas (*sensu latum*). En el segundo caso, posteriormente, ocurriría el encadenamiento celular (filamento celular), diferenciación de la célula apical, rotación de los ejes, ramificación del filamento con características dicotómicas y diferenciación histológica en dirección polar transversal, es decir, en dirección de dentro a fuera (Zimmermann, 1976). Un antecesor común de los fotoautótrofos es un grupo próximo a *Parka*, alga muy similar al género *Coleochaete* Brébisson, 1844; ambas de carga cromosómica haploide (Gallardo, 2004). Posteriormente, pudo ocurrir la adquisición e intercalación del esporofito entre dos gametofitos, pero Zimmermann (1976) considera que la alternancia de generaciones **originariamente “isomorfa” se convirtió en “heteromorfa” con predominancia de la generación esporógena**. La doble dotación cromosómica favoreció la preponderancia del esporofito sobre el gametofito, pues progresivamente fueron adquiriendo la deposición de lignina en las células favoreciendo mayor rigidez en los órganos, presencia de cutina que disminuía la pérdida de agua por transpiración y conformación de una cubierta o tapa (futura caliptra) en el ápice de la raíz que protegía a la célula meristemática del roce con las partículas del suelo. Es decir, adaptaciones morfológicas y anatómicas que permitieron a las plantas progresar en un ambiente tan austero y deficitario de agua como es el ambiente terrestre (Prada, 2004). Sin embargo, basándose en las similitudes de las secuencias de nucleótidos de ARN ribosómico, algunos autores consideran que los antepasados de las plantas terrestres tendrían que buscarse en clorófitas parecidas a la prasinoficea unicelular *Tetraselmis* F. Stein, 1878.

Según Kato y Imaichi (1997), el origen del tallo y la hoja está mejor entendido que el de la raíz, debido al escaso registro fósil de los precursores de la misma. Como el modelo de ramificación de la raíz varía entre las plantas vasculares, estos autores sugieren que las mismas tienen un origen polifilético. Al igual que el sistema de vástago, las raíces pueden variar dependiendo del hábitat. En plantas jóvenes o plantas estoloníferas de rápida propagación, el sistema radical es más amplio que el sistema de vástago; por el contrario, en lugares cálidos con suelos que repetidamente se secan por fuera, al menos durante el día, las raíces están pobremente desarrolladas, como en las cactáceas. Con respecto al crecimiento vertical, las raíces pueden ser poco profundas o superficiales y extremadamente profundas. Estas últimas se encuentran en suelos donde el agua está a gran profundidad (Neuhaus, 2013).

Los fósiles de las plantas vasculares primitivas presentan estructuras parecidas a las endomicorrizas (las hifas de los hongos penetran la pared celular de las células de la raíz del hospedero planta) y los registros muestran que eran tan frecuentes en aquella época como lo son en las plantas actuales. Esto sugiere que la evolución de las asociaciones micorrícicas podría haber sido un paso decisivo en la colonización de la tierra firme por las plantas, lo que indica que el micotrofismo fue decisivo en la evolución de las plantas y su adaptación al medio terrestre. Por otra parte, las raíces con micorrizas son más eficientes como órganos absorbentes de agua y nutrientes que las raíces de las plantas no afectadas (Barreno, 2004).

CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS

Historial

Carl von Linné (1707–1778), en su publicación *Systema naturae* (1735) propone la clasificación de las plantas, los animales y los minerales en tres reinos: Vegetal (*Vegetabile*), Animal (*Animale*) y Mineral (*Lapideum*), respectivamente. Luego, en *Hortus uplandicus* (1732) y en *Genera plantarum* (1737) utiliza los taxones Clase y Orden; este último trabajo es de importancia como fuente de descripción de 935 géneros. La edición de *Species plantarum* (1753) es el punto de partida de la nomenclatura actual (Lawrence, 1951).

La fortaleza del sistema de clasificación propuesto por Linné estriba en la relativa simplicidad de un esquema en donde las plantas pueden ser clasificadas u ordenadas, y hallarse de nuevo al buscarlas en el esquema propuesto (Lawrence, 1951). Como resultado científico, esto estuvo relacionado y basado en trabajos anteriores y en descubrimientos hechos en otros dominios (Kourganoff, 1976). Linné utilizó términos ordinarios de lenguas antiguas, como el latín, y además, al estar más inmerso en el campo científico de la botánica que otros investigadores de su tiempo, pudo obtener una comprensión suficientemente amplia para estar en capacidad de cambiar de manera importante el curso y la acción del conocimiento (Bernal, 1979). Linné introduce las palabras latinas *Regnum* (Reino) que implica autoridad o poder real, soberanía, estados de un rey; y *Ordo* (Clase y Orden) que se traduce en fila, hilera, acción de poner orden, clase social, sucesión, distribución regular, ordenar (Spes, 1978), vocablos que son reflejo del sistema social y político de la época, que comprende el Siglo XVIII, tiempos de los reinos europeos (Gimberg y Svanytröm, 1967). Al utilizar el término *Regnum* (Reino) lo hizo en sinónimo de máxima autoridad o dominio sobre otras categorías o renglones que estaban por debajo, llámese división, clase u orden.

Esa etapa fue un periodo donde cada coleccionista y cada catalogador tenían sus propias ideas acerca de la manera de ordenar sus materiales, generando frecuentemente confusión en los nombres y en la ordenación. En el caso de los vegetales o plantas, Linné pudo advertir que el descubrimiento hecho por Camerarius (1665-1721) acerca de las flores como órganos sexuales de las plantas, sería la clave para su clasificación (Bernal, 1979).

Durante dos siglos y medio, el sistema de clasificación de Linné con las modificaciones pertinentes aplicadas por las nuevas investigaciones de cada periodo o época, ha sido el más vigoroso de los sistemas de clasificación propuestos. En años recientes, con la incorporación de nuevas tecnologías para el estudio de los atributos del ADN nuclear, ADN del cloroplasto y la mitocondria, junto a los estudios morfológicos, de parentesco, evolutivos y filogenéticos, agrupándolos o interrelacionándolos, utilizando modelos matemáticos y computarizados, se han aumentado el número de niveles de jerarquías, y propuesto nuevas denominaciones de niveles, dentro del sistema de clasificación.

Enfoques Modernos

Un sistema jerárquico de clasificación sin los rangos formales de División, Phylum, Clase, Subclase, Superorden y Orden, fue sugerido por Adl *et al.* (2005). Uno de los beneficios de esa clasificación era que cualquier simple cambio a introducirse en las relaciones evolutivas o filogenéticas, no produjeran cascadas de cambios en todo el sistema. Estos autores propusieron los vocablos Supergrupo y Rango; así, por ejemplo, a las plantas las catalogaron en el Supergrupo Archaeplastida y dentro de él a cuatro categorías, denominadas como: Primer Rango (que incluía a Glaucophyta, Rhodophyceae y Chloroplastida), Segundo Rango (con Chlorophyta, Chlorodendrales, Prasinophytae, Mesostigma y Charophyta), Tercer Rango (incluyendo a Ulvophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyceae y Streptophytina) y Cuarto Rango (con Charales y Plantae). Este sistema de clasificación pone énfasis en la taxonomía de protistas, además de colocar a los hongos en el Supergrupo Opisthokonta en el Primer Rango Fungi.

Para otros autores, como Kadereit y Bresinsky (2013), el término “Reino Planta” no se refiere a una unidad evolutiva que comparte un ancestro común y por eso no corresponde a un taxón filogenético. Para ellos, la botánica estudia la biología de los fotoautótrofos y no solo a las “plantas”. Los fotoautótrofos o son heterótrofos que se originaron de los autótrofos o, al menos, son importantes para entender la filogenia autotrófica. Por eso, según ellos, la ciencia de la botánica incluye también a los hongos (y líquenes que es una simbiosis mutualista) y procariotas (teoría endosimbiótica). Basados en ese argumento, consideran que el universo reconocido de plantas es de aproximadamente 400.000 especies, de las cuales más de 4.000 son Eubacterias, 2.000 Cianobacterias, 100.000 Hongos, 20.000 Líquenes, 24.000 Musgos, 10.000 Pteridofitas o Helechos, alrededor de 700 Gimnospermas y 240.000 Angiospermas. Para clasificar tal volumen de especies utilizan la propuesta de las tres categorías principales de Woese *et al.* (1990) denominadas como Dominio Archaea, Dominio Bacteria y Dominio Eukarya.

El uso del término Dominio está basado en la filogenética molecular que implica la existencia de una diferenciación entre los grupos Archaea, Bacteria y Eukarya, y aunque Archaea está más cercana en el árbol filogenético a Eukarya que a Bacteria, Archaea y Bacteria comparten una estructura procariota que es diferente a Eukarya. Por eso, para evitar confusión con los primeros usos de la categoría Reino (Reino Planta y Reino Animal), Kadereit y Bresinsky (2013) proponen utilizar el término Dominio en vez de Reino. Dentro de cada Dominio agrupan líneas monofiléticas de un mismo origen como son los Subdominios y los Phyla (= División).

El Dominio Eukarya comprende cinco grupos básicos: Unikonta (heterótrofos, células móviles a menudo con un flagelo: animales, hongos y plasmodios); Primoplantae (fotoautótrofos resultantes de una endocitobiosis primaria con cianobacterias: Glaucobionta, Rhodobionta y Chlorobionta); Chromalveolatae (parcialmente fotoautótrofos por endocitobiosis secundaria con Rhodobionta); Rhizaria (parcialmente fotoautótrofos por endocitobiosis secundaria con Chlorobionta); y Excavatae (organismos unicelulares parcialmente fotoautótrofos por endocitobiosis secundaria con Chlorobionta; incluye también, entre otros, a protozoos heterótrofos Kinetoplastida como *Euglena*).

La endocitobiosis es la capacidad que tienen algunos organismos de vivir independientemente del hospedador, pero en otros casos la relación de mutualismo es tan pronunciada que no pueden existir en la naturaleza independientemente uno del otro. Por ejemplo, las endocianomas, en el que las cianobacterias viven como permanentes simbioses (cianellas) realizando la función de cloroplastos en las especies del género *Glaucocystis* Rabenh 1866, las cianellas (cianobacterias) son incapaces de vivir fuera de su huésped. Por ello, los argumentos de la endocitobiosis se pueden analizar bajo los postulados de la Teoría Endosimbiótica (Gunther, 2013).

Por otra parte, según Ruggiero *et al.* (2015a, b) los organismos con el atributo de elaborar carbohidratos (fotosintetizadores) se pueden reunir, de acuerdo al origen evolutivo de los cloroplastos en: 1) eucariotas cuyos plástidos descienden directamente de las cianobacterias inicialmente dominadas, subyugadas, sometidas o esclavizadas (algas rojas, algas verdes, musgos, helechos, hierbas y árboles); y 2) eucariotas que secundariamente obtuvieron los plástidos de otros eucariotas por transferencia lateral. Para Cavalier-Smith (2010) los protozoarios fotosintetizadores, que están dentro de las Euglenophyceae, obtuvieron los cloroplastos por subsecuentes sometimientos de algas verdes.

Para los 1,9 millones de especies de seres vivientes descritas, Ruggiero *et al.* (2015b) propusieron un sistema de clasificación jerárquico que no lo consideran como un sistema evolutivo ni filogenético, sino como un sistema de consenso (entre sus múltiples autores y científicos consultados) que reúne alternativas taxonómicas, incluyendo las usanzas públicas, muchas de las cuales están familiarizadas con el sistema Linneano de ordenamiento de los taxa en base a sus relaciones. En ese sistema, los seres vivos fueron clasificados en dos Superreinos y siete Reinos, entre los cuales queda incluido el Reino Plantae (Anexo 1).

Las plantas abarcarían los Subreinos Biliphyta (plantas con ficobilisomas: Glaucophyta y Rodophyta) y Viridiplantae (plantas verdes); dentro de éste último están los Infrarreinos Chlorophyta y Streptophyta (plantas con grano de almidón trenzado); en el infrarreino Streptophyta ubican a los Superphyla Charophyta (poseen características parecidas a las de las plantas) y Embryophyta (que poseen embrión), y los Phyla Charophyta, Anthocerothophyta, Bryophyta, Marchantiophyta y Tracheophyta, y en este último se agrupan los Subphyla Lycopodiophytina, Polypodiophytina y Spermatophytina, donde Spermatophytina contiene a las Superclases Gymnospermae con las Clases Cycadopsida,

Ginkgoopsida, Gnetopsida y Pinopsida; y Angiospermae, con una única Clase, Magnoliopsida, que cuenta con 18 Superórdenes, de los cuales Magnolianae agrupa a cinco, Lillianae (= Monocotiledóneas) a 12, Asteranae a 14 y Rosanae a 17 órdenes, en tanto que los restantes 14 superórdenes agrupan un orden cada uno. Al proponer las categorías Superorden y Orden, estos autores están formalizando sus nombres, al considerar que la clasificación propuesta no tendrá cambios o está estable.

En el sistema de clasificación propuesto por Ruggiero *et al.* (2015a, b) se incluyen a las algas (Glaucophyta, Rodophyta y Chlorophyta) dentro de la categoría Plantae, las cuales son organismos que, además de poseer movimientos de tropismo, pueden poseer taxismo (desplazamiento) en su ciclo de vida, donde el huevo o cigoto no se diferencia en embrión, todos atributos que las separan de los organismos de las otras categorías del Reino Plantae, que además de diferenciar embrión, cuando está presente el taxismo, éste se restringe al gameto masculino.

La existencia o no de ciertos órdenes es un punto conflictivo en esta propuesta. Por ejemplo, se omite al Orden Sabiales, mientras que Boraginales, Bruniales, Paracryphiales y Escalloniales son considerados órdenes dudosos. En cambio, Kadereit y Bresinsky (2013) tratan a las Boraginaceae [Orden Boraginales según Ruggiero *et al.* (2015a, b)] como una familia con relación poco clara con los órdenes Gentianales, Lamiales y Solanales. Las familias Escalloniaceae y Paracryphiaceae [órdenes Escalloniales y Paracryphiales según Ruggiero *et al.* (2015a, b)] tendrían una relación poco clara con Dipsacales, Apiales y Asterales; y el Orden Bruniales aparece como familia, Bruniaceae, con relación poco clara con el Orden Asterales. Un Orden *Non Nomen (N.N.)* en el sistema de Ruggiero *et al.* (2015a, b), el cual tiene como ejemplo a la Familia Icacinaceae, Kadereit y Bresinsky (2013) lo tratan como familia, con relación poco clara con las Asteridas y el grupo Lamidas (= Euasteridos I).

Nuevo Concepto Clasificador Propuesto

Si se intenta realizar una delimitación más estricta de lo que comúnmente se denomina *planta*, habría que incluir a organismos pluricelulares, que habitan o medran en el medio sólido y líquido, que poseen cloroplastos con clorofila *a* y *b*, osmotróficos, de paredes celulares con celulosa, de crecimiento abierto o ilimitado por la presencia de meristemas (tejido formado por células que se dividen activamente), con incapacidad de desplazamiento, de ciclo vital con presencia de esporas y con alternancia de generaciones. Con estos atributos como representantes de las plantas estarían por ejemplo: *Nitella* Agardh, 1824; *Sphaerocarpos* Mich.; *Bryum* J. Hedwig, 1801; *Ophioglossum* L., 1753; *Selaginella* Pal.-Beauv.; *Marattia* Sw. o cualquiera de las plantas con semillas como *Podocarpus* Labill. o *Triticum* L.

Basado en este concepto de *planta*, aquí se elabora y propone un sistema de clasificación en que las diferentes categorías taxonómicas no están necesariamente relacionadas filogenéticamente, para evitar el problema que plantean Adl *et al.* (2005)

donde una simple modificación cause una cascada de cambios en el sistema. El sistema clasificatorio propuesto es de más utilidad y se recurre a los nombres usados hasta el presente, con las terminaciones o sufijos tradicionales de las diferentes categorías (División, Clase, Orden, entre otros). Por otra parte, se eliminan los nombres antropocéntricos, históricamente basados en jerarquías sociales o políticas, y se trata de utilizar términos más comunes (Tabla 1).

Tabla 1. Modificaciones en la clasificación de las plantas. Los niveles inferiores, a partir de Clase, continúan como en la clasificación clásica Linneana.

MegaGrupo por SuperReino
SuperGrupo por Reino
Grupo por SubReino
SubGrupo por InfraReino
MegaRango por SuperPhylum
SuperRango por Phylum
Rango por SubPhylum
SubRango por InfraPhylum

De acuerdo a lo anteriormente expuesto, la nueva clasificación propuesta quedaría dentro del MegaGrupo Eucariota constituida por los SuperGrupos Algae y Plantae, con el primero conteniendo dos Grupos, dos SubGrupos y cuatro SuperRangos, mientras el segundo quedaría constituido por dos MegaRangos y cinco SuperRangos, como se detalla en el Anexo 2.

Utilizando las hipotéticas relaciones filogenéticas de las Angiospermae, que tienen como base el análisis de la máxima parsimonia de 18s ADN ribosomal, fitocromo (PHYA, PHYC), plástido (rbcl, atpb) y mitocondria (atp1, matR), y secuencias de ADN (Stevens, 2001; citado por Kadereit y Bresinsky, 2013), se tiene que:

1. En los órdenes basales de las eucotiledóneas (antes llamados magnolidas), que son grupos parafiléticos donde se originaron las angiospermas actuales, están incluidos los órdenes Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, Ceratophyllales, Chlorantales, Magnoliales, Laurales, Canellales, Piperales, los que presentan flores hermafroditas, con perianto trímero y abundantes estambres bien conformados.

2. Dentro de las monocotiledóneas o monocots, que es el primer gran bloque de las angiospermas actuales, están incluidos los órdenes Acorales, Alismatales, Arecales, Asparagales, Commelinales, Dasygogonales, Dioscoreales, Liliales, Pandanales, Poales, Zingiberales, los cuales presentan hojas con venación principal generalmente paralela y polen típicamente monosulcado con una sola apertura en el polo distal.

3. El 74% restante de las Angiospermae, llamadas eudicotiledóneas o eudicots, que tienen la misma edad geológica de las monocotiledóneas, presentan granos de polen tricolpados y poseen tres o más poros de germinación. Dentro de ellas encontramos, además de las Buxales, Gunnerales, Proteales, Ranunculales, Trochodendrales y Sabiales,

a lo que se denomina esencia o corazón de las eudicots constituidas por: **A.** Berberidopsidales, Caryophyllales, Dilleniales, Santalales, Saxifragales y Vitales; **B.** Rosidas con Brassicales, Celastrales, Crossomatales, Cucurbitales, Fabales, Fagales, Geraniales, Huerteales, Malpighiales, Malvales, Myrtales, Oxalidales, Rosales, Sapindales y Zygophyllales; **C.** Dipsacales y **D.** Asteridas con Apiales, Aquifoliales, Asterales, Boraginales, Bruniales, Cornales, Ericales, Escalloniales, Garryales, Gentianales, Lamiales, Paracryphiales y Solanales.

Los grupos que conforman la esencia o corazón de las eudicotiledóneas presentan ácido elálgico (excepción Asterales y Lamiales), y morfología floral fija o constante, es decir, el verticilo del cáliz y el de la corola presentan cinco (05) sépalos y pétalos respectivamente (pentamería). Esto las diferencia del grupo basal de las eucotiledóneas, que carecen de ácido elálgico y donde el ordenamiento del órgano floral varía en el número y tipo.

Consideraciones sobre el Taxón Familia

Las categorías por encima de Familia, como Orden, Clase y Reino (SuperGrupo) en muchos casos, al igual que cuando las propuso Linneo, obedecen más a razones de conveniencia práctica que a consideraciones teóricas, a diferencia del género y especie que Linneo las consideraba agrupaciones naturales (Mayr, 1982).

Independientemente del tipo de organismo que se trate de catalogar o clasificar, la Familia es una unidad más natural que las categorías superiores o grandes categorías y, cuando está constituida por muchos componentes, se la puede dividir en unidades filéticas, denominadas Subfamilias, que agrupan a los Géneros y dentro de éstos a las Especies (Lawrence, 1951). Según este autor, el incremento en el conocimiento del origen de las interrelaciones y los ancestros de las características, gradualmente resultará en la solución de muchos de los problemas sistemáticos, lo que conllevará a una mejor delimitación de la categoría Familia. Por ejemplo, en la Familia Leguminosae (o Fabaceae), que antes comprendía las subfamilias Papilionoideae, Caesalpinioideae y Mimosoideae, ahora Koenen *et al.* (2020) proponen incluir además las subfamilias Cercidoideae, Detarioideae, Duparquetioideae y Dialioideae, basados en el estudio de los genes de 72 cloroplastos de 156 taxa y 7.621 proteínas homólogas codificadas en el núcleo de 76 taxa. Estos resultados fueron logrados a pesar de las dificultades encontradas para obtenerlos, debido a la ausencia de señales filogenéticas tanto en el genoma de los cloroplastos como en las fracciones largas de las muestras nucleares.

Como características de las subfamilias Cercidoideae, Detarioideae, Duparquetioideae y Dialioideae se señala que hasta el presente no se le han encontrado nódulos radicales; y únicamente en las especies de las subfamilias Detarioideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae se han registrado simbiosis ectomicorrícicas (Smith *et al.*, 2011; citado por Koenen *et al.*, 2020).

Observaciones sobre el Taxón Especie

La especie es la unidad básica de variación reconocida por los sistemáticos, aunque esto no signifique que sea la unidad básica de cambios evolutivos. Muchas especies son reconocidas sobre la base de las variaciones fenotípicas discontinuas, aun cuando existan diferentes conceptos de especie (Kadereit y Bresinsky, 2013).

Según De Queiroz (2007) el concepto de especie puede estar definido por elementos a) Biológicos (por aislamiento y de reconocimiento); b) Ecológicos, evolutivos, de cohesión, filogenéticos (hennigiano, monofilético, genealógico y diagnóstico); y c) Fenéticos y genotípicos.

Sin embargo, como lo señalan Camp y Gilly (1943), citados por Lawrence (1951), “el concepto de especie o tipo, como una unidad, ha estado tan firmemente entrelazado en la mente del hombre, también como parte de su conciencia, tan necesario a su filosofía básica, que queda solo al sistemático interpretar esta unidad...”. Por ello, el concepto de especie y su agrupación en Géneros es más real, importante y útil que cualquier otra categoría por arriba de ella. Debería ser el nexo entre aspectos de la vida diaria del ser humano común, con la ciencia biológica.

ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS PLANTAS

Interacciones entre Miembros de Distintos Supergrupos

Según Daubenmire (1990), tanto los organismos como el ambiente son dos complejos prácticamente inseparables, donde los factores ambientales están interrelacionados y las funciones de los organismos son interdependientes.

Heinrich Anton de Bary (1831-1888), botánico y micólogo alemán, propuso el término *simbiosis* en el año 1879 para definir la asociación con estrecho contacto físico y funcional entre dos o más organismos, de distintas especies o supergrupos, llamados simbiosites, durante una parte significativa de su ciclo de vida (citado por Barreno, 2004). La simbiosis comprendería tres tipos de asociaciones:

1. Mutualismo: donde existe un provecho mutuo.
2. Parasitismo: antagonismo, o provecho para uno de los miembros y perjuicio para el otro; en el caso de plantas vasculares se habla de hemiparásitas y holoparásitas.
3. Comensalismo: cuando uno de los dos participantes se beneficia de la asociación, pero el otro no, aunque tampoco sufre daño.

Sin embargo, las diferencias entre parásitos, mutualistas y organismos de vida libre son “casi imperceptibles”. Estas interacciones podrían ser el resultado de eventos de depredación o parasitismo, por lo tanto, una simbiosis parasitaria puede originar una mutualista o viceversa (van Beneden en Wakeford, 2001).

Los tipos de simbiosis están en constante transformación. En el caso específico del parasitismo, la agresividad varía de acuerdo a la estrategia de infección, ambiente y organismo hospedador. Los parásitos con frecuencia causan una mayor morbilidad y/o letalidad en nuevos huéspedes o accidentales que en el habitual en el que han coevolucionado. Por otra parte, al ser parasitado, el hospedador obtiene ventaja competitiva sobre otros organismos más susceptibles. Según Thomas *et al.* (2000) el parasitismo no siempre daña al hospedador y, dependiendo de las condiciones ambientales, puede ser beneficioso para ambos simbioses, transformándose en mutualismo (Yamamura, 1993).

En síntesis, siendo los simbioses organismos que están en continuo intercambio de acción de parásito o patógeno a mutualista, de mutualista a parásito, de comensal a mutualista o viceversa, Lenzi y Vannier-Santos (2007) y Vannier-Santos y Lenzi (2011) proponen que los organismos en simbiosis se deberían considerar que están en cohabitación y convendría señalarlos como *cohabitantes* y *cohabitados*, independientemente que estén en mutualismo, parasitismo o comensalismo.

Un ejemplo de simbiosis **tipo “cohabitación” es el de los líquenes u hongos liquenizados**, que son organismos pioneros en la formación de suelos; y un ejemplo de asociación **mutualista tipo “cohabitación” es el de las algas verdes “cohabitantes” de la clase Trebouxiophyceae (*Coccomyxa* Schmidle, 1901; *Trebouxia* Puymaly, 1924; *Chlorella*, entre otras) con los hongos “cohabitados” (Ascomycete y Basidiomycete). También puede existir una triple asociación, como ocurre entre la clase Trebouxiophyceae, cianobacterias (*Chroococcus* Nägeli, 1849; *Gloeocapsa* Kützing, 1843; *Scytonema* Agard ex Bornet y Flahault, 1886 y *Nostoc* Vaucher ex Bornet y Flahault, 1886) y hongos (Ascomycete y Zigomycete) (Figura 5). En esta relación, las cianobacterias aportan nitrógeno y carbohidratos, las algas verdes carbohidratos y los hongos que las envuelven dan **“protección” a estos organismos, lo que les permite medrar en medios en los cuales no podrían hacerlo estando aisladas.****



Figura 5. Líquenes sobre suelo rocoso. Se observan, entre otros, *Cladonia* P. Browne y *Ramalina* Fr., 1817. Páramo Sector La Venta. Estado Mérida, Venezuela. Fotografía Benito Briceño.

Existen interesantes y difundidas asociaciones de miembros del SuperGrupo Plantae con miembros de otros SuperGrupos. Las plantas en muchas oportunidades sirven de sustrato para otros seres en su actividad ecofisiológica; por ejemplo, pueden ser sustrato para líquenes, los cuales corresponden a una asociación donde el SuperGrupo Algae se asocia con miembros del SuperGrupo Fungi (SuperRango Basidiomycota, del Grupo Dycaria o Neomycota o con el SuperRango Zigomycota del Grupo Eomycota), y con miembros del SuperGrupo Eubacteria (SuperRango Cianophyta o Cianobacteria, Grupo Negibacteria del MegaGrupo Procariota).

Otro ejemplo puede ser el de las especies del género *Nostoc* “cohabitante”, que también pueden crecer dentro de los tallos de los musgos del género *Anthoceros* L. y *Blasia* L., “cohabitado” (SuperRango Anthocerotopsida) o en el interior de las raíces del género *Cycas* L. (Gymnospermae) o de los rizomas del género *Gunnera* L. (Angiospermae). Aún otro ejemplo de interrelaciones es el de las cianobacterias *Anabaena* St. Vincent, 1886, que crecen en sacos o cavidades de las hojas de los helechos acuáticos *Azolla* Lam; en esta relación, las cianobacterias (cohabitantes) contribuyen con el aporte de nitrógeno y las plantas le suministran protección (cohabitados). En el caso específico del género *Azolla*, algunas especies de este género (*Azolla filiculoides* Lam.) son utilizadas como biofertilizantes en los cultivos de arroz (*Oryza sativa* L.).

Otra interacción mutualista tipo “cohabitación” es la existente entre plantas leguminosas cohabitadas (soya, caraota, alfalfa, entre otras) y bacterias cohabitantes (*Rhizobium* Frank, 1889; entre otras, del SuperRango Proteobacteria), presenta señales específicas, inducción de programas de desarrollo especializado dentro de la planta, la toma de bacterias por la planta, y desarrollo de nódulos, únicos órganos que encierran a la bacteria dentro de la planta (Figura 6A). En esta asociación se favorece la fijación del nitrógeno molecular por parte de las bacterias produciendo amonio que, para evitar la toxicidad, es rápidamente convertido en forma orgánica (amida en las leguminosas de las regiones templadas, o ureidos en las leguminosas de origen tropical) en los nódulos de las raíces antes de ser transportado al vástago (Taiz y Zeiger, 1998). En otros casos también puede existir una triple simbiosis “cohabitación”: planta-bacteria-hongo, en el que hay además un aporte de fósforo a la planta.

Las Gramíneas o Poaceae también presentan relaciones mutualistas “cohabitación” con organismos fijadores de nitrógeno, en este caso una pseudosimbiosis con bacterias, tales como *Azospirillum* (Beijerinck) Tarrand-Krieg-Döbereiner, 1978, una proteobacteria que crece en la superficie de la raíz (cohabitante), principalmente alrededor de la zona de alargamiento y de los pelos radicales “cohabitado”, fijando poco nitrógeno pero estimulando el crecimiento de la planta “cohabitada” por la producción de ácido indoleacético (Taiz y Zeiger, 1998). Roberto Skwierinski (en trabajo no publicado), encontró que la actividad reductora de acetileno a etileno en la gramínea azul *Muhlenbergia ligularis* (Hack.) Hitchc., que crece en el páramo de Mucubají, fue de 560-1400 nmoles de etileno/gr/h, forma indirecta de evidenciar la fijación del dinitrógeno en esas plantas.

Con excepción de las plantas ubicadas dentro de Cyperales, Plumbaginales y Brassicaceae, todas las demás tienen la capacidad de asociarse con hongos del Grupo Eomycota, SuperRango Glomeromycota (*Glomus* Tul. y C. Tul., 1845; *Acaulospora* Gerd. y Trappe emend Berch entre otras), Ascomycetes (*Tuber* P. Micheli ex FH. Wigg; *Peziza* L.; entre otros) y Basidiomycetes (*Amanita* Pers., 1797; *Scleroderma* Pers. emend. Fr.; entre otros) para formar micorrizas. En la asociación micorrícica, los hongos “cohabitantes” absorben desde la planta “cohabitada” fructosa, glucosa o sacarosa y la transforman en carbohidrato de reserva manitol o trehalosa; el hongo “cohabitante” cede a la planta (cohabitada) elementos minerales como fósforo, potasio, calcio, azufre, una vez los haya absorbido del suelo. Se ha observado que los micelios del hongo “cohabitante” establecen enlaces entre varios hospedantes “cohabitados” y pueden atravesar grandes distancias, conectando los sistemas radicales de plantas “cohabitadas” muy alejadas (Barreno, 2004). Un aspecto interesante de esta asociación, es que parecen haber ocurrido al mismo tiempo que las plantas colonizaron la tierra firme; algunos fósiles del periodo

Devónico hallados recientemente son testimonios de la antigüedad de esta simbiosis (Curtis y Sue Barnes, 2000).

Existe también interacción entre hongo-animal-planta; es el caso, entre varios, de las hormigas cortadoras de hojas *Atta* (SuperRango Arthropoda, Orden Himenoptera) que construyen cuevas con cámaras en el suelo en cuyo interior hacen jardines donde colocan masas esponjosas de hojas trituradas y materia fecal, sobre las que cultivan hifas de los géneros *Lepiota* (Pers.) Gray y *Xilaria* Hill ex Schrank, de las que consumen las hifas especializadas y ricas en alimentos (bromocios y gongilidios) (Llimona, 2004). Esta **relación es mutualista “cohabitación” entre el animal (cohabitante) y el hongo (cohabitado)**, pero entre el animal y la planta solo se beneficia el animal; las hormigas le ocasionan daño a las plantas (cohabitada) al cortar las hojas para elaborar el jardín donde sembrarán los hongos (Figura 6B). En este caso también hay una clara relación de cohabitación entre los SuperGrupos Plantae, Fungi y Animalia.

Lo anteriormente expuesto son apenas algunos rasgos de las innumerables relaciones de los integrantes del SuperGrupo Plantae entre sí y con otros SuperGrupos y del indiscutible papel ecológico que ellos juegan.

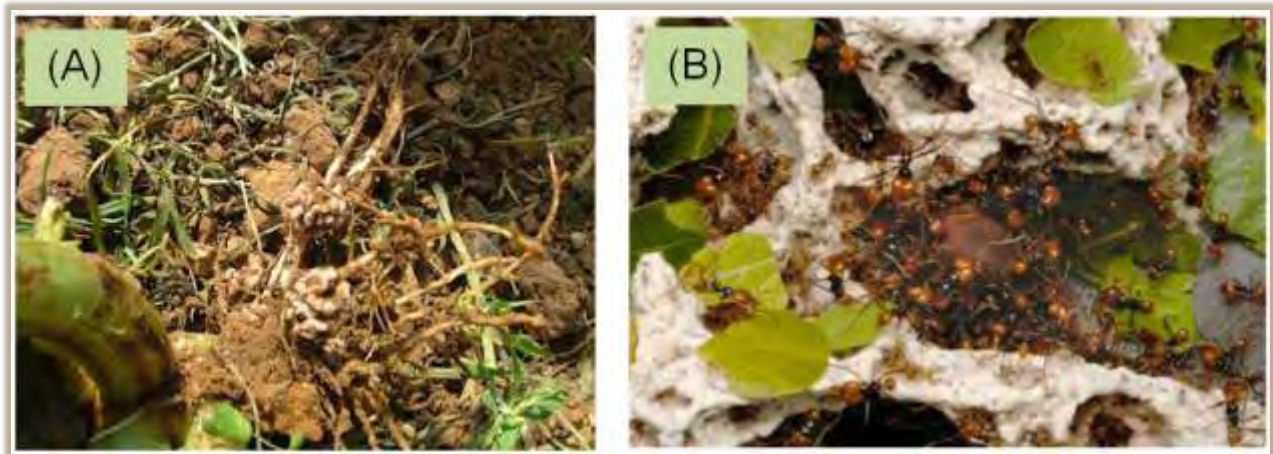


Figura 6. (A) Raíces de plantas de habas, leguminosa cohabitada, en las que se observan los nódulos dónde se localiza el *Rhizobium*, la bacteria cohabitante. Fuente: <http://nuestrojardinyhuertoescolar.blogspot.com/2016/06/rhizobium-en-las-raices-de-las-habas.html>. (B) Las hormigas (*Atta texana*) son insectos que viven en sociedad que se conocen por el hábito de cortar hojas para transportarlas al nido y producir hongos, de los cuales se alimentan. Fuente: <https://agroproductores.com/atta-texana/>

Interacciones entre las Plantas y el Ambiente

En general, las plantas al formar parte de los bosques marinos y terrestres, sabanas, selvas, páramos, tundras, punas y otros ecosistemas, proveen la energía y minerales a los demás seres vivos que cohabitan junto a ellas. Para el caso específico de los seres humanos, es también fuente de materia prima para alimentación y construcción de viviendas, y de sustancias químicas para elaborar medicamentos y cosméticos.

Ecológicamente, los sitios palustres o humedales (pantanos) en las montañas son los nacimientos de las escorrentías cuya unión forma quebradas y ríos. Estos sitios están constituidos por grandes almohadillas, céspedes o tapices de tallitos (caulidios) y hojas con poros (filidios) que crecen por su superficie, al mismo tiempo que van muriendo por su base, transformándose en turba. Estas plantas, conocidas como musgos *Sphagnum* L., favorecen la condensación del aire húmedo en agua líquida que posteriormente se acumula, y puede alcanzar hasta 20 veces su peso seco. Asimismo, según Brugués (2004) existen especies de musgos que a menudo son las primeras colonizadoras de suelos quemados. Las selvas y los bosques, con la sombra de su aeromasa, evitan que la superficie de la Tierra se caliente excesivamente, la afecten intensas lluvias locales, o impiden que se originen mayores precipitaciones que las que caerían sobre un campo abierto (Daubenmire, 1990).

El accionar ecológico de los integrantes del SuperGrupo Plantae se puede observar después de ocurrir accidentes naturales o antropocéntricos, como erupciones volcánicas donde la lava hace desaparecer el suelo fértil y lo convierte en roca, o una vaguada donde el agua arrastra la capa superficial del suelo y la sustituye por arena, o incendios que destruyen la capa vegetal, o después del uso o ensayos de armas nucleares, o accidentes como los ocurridos en el reactor nuclear de Chernóbil (Ucrania) o en la central nuclear en Fukushima (Japón). En esos lugares es donde se aprecia el gran valor biológico de las plantas, las cuales no solo limpian y purifican el ambiente, o recuperan los suelos, sino que además lo preparan para que los seres de los demás SuperGrupos los habiten nuevamente y, tras una larga etapa de sucesiones ecológicas, pueda volver a reiniciarse el ciclo vital de la Tierra.

La Sucesión Ecológica

Lo enunciado por Font Quer (1982) que “por prioridad o preferencia de la naturaleza, las plantas son los precursores en el mundo orgánico,” se puede ilustrar con lo encontrado en los diversos ambientes venezolanos.

En las regiones de alta montaña se tienen suelos desnudos con depósitos rocosos detríticos (derrubio) y grandes rocas, originados por la actividad de las masas de hielo en movimiento (glaciares) y, en la actualidad, metamorfoseadas por la acción de la alta radiación solar en horas diurnas, con altas temperaturas, y heladas ocasionales debido a las bajas temperaturas nocturnas, el viento y las lluvias. En esas regiones, las actividades

vitales están restringidas a organismos procariotas y a escasas plantas individuales y asociaciones de plantas protegidas entre las rocas. Según Arismendi (2007), en estas regiones existe principalmente un fenómeno de meteorización mecánica y escurrimiento laminar con pérdida de la capa superficial del suelo. Es característico un relieve con presencia de circos, morrenas, rocas aborregadas y estriadas, y valles en forma de U (Figura 7).



Figura 7. Cumbres de Pan de Azúcar. Sierra de La Culata, Estado Mérida, Venezuela. Fotografía cortesía de José René Matéus Vargas.

Estas tierras altas serán modeladas en el tiempo por las plantas, cuya actividad está favorecida por factores ambientales como calor, luz y humedad, que varían simultáneamente con cada cambio en la intensidad de la radiación solar y las numerosas características del suelo, modificadas por cambios en el pH. De este modo, podrían originar zonas parameras, en una primera instancia, donde se desarrollan musgos, hierbas y pequeños arbustos (Figuras 8 y 9) y luego, en correspondencia a la sucesión de las plantas, se desarrollarían ambientes de una mayor diversidad florística (Figura 10).



Figura 8. Rosetal en floración de *Espeletia schultzi* Wedd., en primer plano *Espeletia jajoensis* Aristeg. Páramo Los Pajaritos. Tuñame. Estado Trujillo, Venezuela. Fotografía Benito Briceño.



Figura 9. Laguna Victoria o Corcovada. Páramo de Mucubají, Estado Mérida, Venezuela. Fotografía Benito Briceño.



Figura 10. La Carbonera, camino hacia el páramo Media Luna o Las Piñuelas, Estado Mérida, Venezuela. Destacan al fondo helechos arborescentes de la especie *Cyathea divergens* Kunze. Fotografía Benito Briceño.

En otras partes del país, existen zonas cuyos suelos son de origen eólico, casi desprovistas de plantas, caracterizadas por una activa remoción actual y local de sedimentos arenosos que han dado origen a dunas bastantes móviles (Arismendi, 2007), como las que se encuentran en el Estado Falcón, en el istmo que une a la Península de Paraguaná con tierra firme, llamados Médanos de Coro (Figura 11), así como las que se encuentran en el Estado Apure, llamados Médanos de Capanaparo, a un costado del río del mismo nombre. Allí, un desarrollo a largo plazo de las plantas favorecidas por un aumento de la humedad atmosférica pudiera transformar las dunas en un arbustal xerófilo, como ocurre en los ambientes laterales en la cuenca media del río Chama, en el Estado Mérida (Figura 12).



Figura 11. Médanos de Coro, Estado Falcón, Venezuela. Fotografía Benito Briceño.



Figura 12. Arbustal xerófilo; en primer plano *Pilosocereus tillianus* R. Gruber y Schatzl. Al fondo la Laguna de Caparú. Estado Mérida, Venezuela. Fotografía Benito Briceño.

También pudiera considerarse a las plantas como organismos correctores o remediadores del ecosistema, porque su acción con el tiempo, conlleva a que los lugares destruidos o intervenidos sean transformados lo más parecido a la forma prístina u original, una vez que se los abandona o no se los mantiene para su beneficio. Un ejemplo de ello son las ruinas arqueológicas de unas 60 ciudades del antiguo imperio Maya: Uaxactum, Tikai, Palenque y otras, en las selvas de El Petén, Guatemala, descubiertas a partir de la segunda mitad del siglo XVIII (Quillet, 1970).

Se reconoce que las plantas son los organismos más importantes en la trama de la sucesión ecológica, pues al absorber y transformar la energía de la luz en materia orgánica y coadyuvada con la temperatura y la humedad atmosférica favorables, tienen la capacidad de cambiar y esculpir el ambiente terrestre.

INVENTARIO DE LA FLORA VENEZOLANA

El conocimiento de la biodiversidad vegetal es importante y urgente, ya que hay una carrera contra el tiempo, debido a la velocidad con que son degradados los ecosistemas. Conocer cuáles y cuántas son las especies que componen la flora venezolana es una tarea urgente, entendiendo que esto siempre debe ir en un contexto comparativo con la biodiversidad mundial.

El grupo de los pteridofitos (helechos y afines) existentes hoy día son bastante diversos, con 12.926 especies a nivel mundial (Hassler, 2004-2022). Las gimnospermas constituyen un componente relativamente bajo de la diversidad con 1.107 especies (<https://www.conifers.org/>), mientras que las angiospermas (Joppa *et al.*, 2011) presentan 352.282 especies en el mundo. Para Suramérica, Gradstein *et al.* (2001) registran aproximadamente 4.000 briófitas distribuidas en: 2.600 musgos, 360 hepáticas y 30 anthoceros, y la alta biodiversidad en Venezuela queda patentizada con los últimos registros que muestran la existencia de 958 especies de algas marinas, excluyendo cianófitas (Sánchez y Díaz, 2003; Bellorín, 2003); 1.159 briófitos (Moreno, 1992; León y Rico, 2003), donde 991 son musgos (León *et al.*, 2015); 1.155 especies de Pteridófitas; 29 Gimnospermas y 14.636 Angiospermas, de las que 10.305 son Dicotiledóneas y 4.331 Monocotiledóneas (Hokche y Berry, 2008).

En general, las Asteraceae, Orchidaceae, Leguminosae y Poaceae son las familias que presentan la mayor diversidad en Venezuela. Las especies de Poaceae o gramíneas son los elementos más importantes del pastizal, ya que son las que soportan el mantenimiento de la ganadería y de otros herbívoros; los ecosistemas en que abundan o predominan estas plantas ocupan casi el 25% de la superficie terrestre (Devesa, 2004).

En el caso particular de la flora del páramo venezolano y sus ecotonos, se han registrados 597 especies de Monocotiledóneas, de las que 40 son endémicas, donde las familias con mayor diversidad de especies y géneros son las Orchidaceae (226 especies) y Poaceae (205 especies), respectivamente (Díaz *et al.*, 1997; Briceño y Morillo, 2006; Silva *et al.*, 2011). La conservación de estas distintas especies de orquídeas es de urgente

preocupación, ya que son susceptibles a la extinción pues, al ser epífitas cohabitantes, la extracción permanente de arbustos o árboles de estos ambientes les afecta directamente. Las familias de Dicotiledóneas más abundantes en los páramos son Asteraceae, Melastomaceae y Solanaceae, con 267, 49 y 39 especies respectivamente (Briceño y Morillo, 2002). Según Briceño y Morillo (2002), las leguminosas parameras están representadas por 7 géneros y 22 especies de la subfamilia Papilionoideae.

Es interesante la situación de las Poaceae en Venezuela. Están comprendidas en 140 géneros y más de 700 especies, de las cuales 53 géneros y 205 especies crecen en los páramos andinos; de éstas, 171 especies son americanas y 15 endémicas venezolanas. En general, poco se conoce sobre los mecanismos por los que estas especies han logrado adaptarse a las condiciones ambientales imperantes en los ecosistemas de las altas montañas tropicales. En estas regiones frías la tasa de descomposición de la necromasa es baja y es por ello que la capacidad que tienen las gramíneas para asociarse con organismos rizosféricos fijadores de nitrógeno llama la atención, pudiendo representar una considerable fuente nitrogenada para el crecimiento de la vegetación que ocupa el ecosistema páramo andino (Briceño, 2010).

Nota: Se agrega en Anexo 1 la clasificación del Reino Plantae, según la propuesta de Ruggiero *et al.* (2015).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, Ch., Lewis, L., Lodge, J., Lynn, D., Mann, D., McCourt, R., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S., Nerad, T., Shearer, C., Smirnov, A., Spiegel, F. y Max F. Taylor. 2005. The new higher-level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal Eukaryotes Microbiology*, 52: 399-459.
- Agrios, G. 1991. Manual de enfermedades de las plantas. Editorial Limusa. 756 pp.
- Arismendi, J. 2007. Presentación geográfica de las formas de relieve. Pp: 128-182. En: Pantin, G., Reyes A., Montero, R., Cunill Grau, P., Márquez, A., Sotillo, A., Aizpúrua, J. y Fontanillas, G. (Eds.), *GeoVenezuela*. Fundación Empresas Polar. Caracas.
- Barreno, E. 2004. Hongos simbioses: líquenes, micoficobiosis y micorrizas. Pp: 287-320. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C.; Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.), *Botánica*. 2ª Edición. McGraw-Hill. Interamericana de España. Madrid.
- Bellorín, R. 2003. Algas marinas bentónicas. Pp: 94-103. En: Aguilera, M., Azócar, A. y González, J. (Eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT). Caracas.
- Bernal, J. 1979. La Ciencia en la historia. Editorial Nueva Imagen. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 693 pp.
- Bidwell, R. 1979. *Plant physiology*. 2ª Edición. MacMillan Publishing Co. Inc. 726 pp.
- Bresinsky, A., Gunther, G., Sonnewald, U., Kadereit, J. y Körner, Ch. 2013. Introduction. Pp: 1-10. En: Bresinsky, A., Körner, Ch., Kadereit, J., Gunther, G. y Sonnewald, U. (Eds.). *Straburger´s Plant Sciences*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Briceño, B. 2010. Familia Poaceae. Pp: 539-711. En: Morillo, G., Briceño, B. y Silva, J. (Eds.). *Botánica y ecología de las monocotiledóneas de los páramos en Venezuela*. Vol. II. Centro Editorial La Castalia C.A. Mérida, Venezuela.
- Briceño, B. y Morillo, G. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsidas). *Acta Botánica Venezuelica*, 25(1): 1-46.
- Briceño, B. y Morillo, G. 2006. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II. Monocotiledóneas (Liliopsidas). *Acta Botánica Venezuelica*, 29(1): 89-134.
- Brugués, M. 2004. Briofitas. Pp: 373-384. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.), *Botánica*. 2ª Edición. McGraw-Hill Interamericana de España. Madrid.
- Camp, W. y Gilly, C. 1943. The structure and origin of species. *Brittonia*, 4: 325-385.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Deep phylogeny, ancestral groups, and the four ages of life. *Philosophical Transactions of Royal Society London B Biological Science*, 365: 11-132.

- Chapman, D. y Chapman, V. 1961. Life-histories in the algae. *Annals of Botany, New Series*, 25: 547-561.
- Curtis, H. y Sue Barnes, N. 2000. *Biología*. 6ª Edición. Editorial Médica Panamericana S.A. Buenos Aires. 1496 pp.
- Daubenmire, R. 1990. *Manual de Botánica y Ecología*. Editorial Limusa, S.A. de C.V. México. 496 pp.
- Díaz, A., Péfaur, J. y Durant, P. 1997. Ecology of South American páramos with emphasis on the fauna of the Venezuelan páramos. En: Wielgolaski, F. (Ed.). *Polar and Alpine Tundra, Ecosystems of the World 3*. Chapter 13. Elsevier, Amsterdam.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematics Biology*, 56(6): 879-886.
- Devesa, J. 2004. Plantas con semillas. Pp: 437-636. En: Izco, J., Barreno, E.; Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.). *Botánica*. 2ª Edición. McGraw-Hill Interamericana de España. Madrid.
- Drew, K. 1955. Life-histories in the algae with special reference to the Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta. *Biological Review*, 30: 343-390.
- Font Quer, P. 1979. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor S.A. Barcelona. 1223 pp.
- Font Quer, P. 1982. *Botánica pintoresca*. Biblioteca Hispania. Editorial Ramón Sopena, S.A. Barcelona. 796 pp.
- Gallardo, T. 2004. Algas. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.), *Botánica*. 2ª Ed. McGraw-Hill Interamericana de España. Madrid. Cap.10.
- Gimberg, C. y Svanytröm, R. 1967. *El siglo de la ilustración*. Tomo 9. Historia Universal. Círculo de Lectores. Editorial Printer Colombiana Ltda. Bogotá. 448 pp.
- Gradstein, S., Salazar, N. y Churchill, S. 2001. A guide to the bryophytes of tropical America. *Memories of the New York Botanical Garden*, 86: 1-577.
- Gray, M. 1992. The endosymbiont hypothesis revisited. *International Review of Cytology*, 141: 233-357.
- Gunther, G. 2013. Morphology and anatomy of vascular plants. Pp: 161-235. En: Bresinsky, A., Körner, Ch., Kadereit, J., Gunther, G. y Sonnewald, U (Eds.). *Straburger´s Plant Sciences*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Hassler, M. 2004 - 2022. *World Ferns. Synonymic Checklist and Distribution of Ferns and Lycophytes of the World*. Version 12.11. <https://www.worldplants.de/world-ferns/ferns-and-lycophytes-list>. Visitado el 03 de marzo de 2022.
- Heywood, V. 1978. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, Oxford. 335 pp.
- Hokche, O. y Berry, P. 2008. Análisis florístico. Pp: 69-109. En: Hokche, O., Berry, P. y Huber, O. (Eds.). *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas.

- Izco, J. 2004. Caracteres taxonómicos: Composición química. Pp: 169-189. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.). Botánica. 2ª Edición. McGraw-Hill. Interamericana de España. Madrid.
- Joppa, L. N., D. L. Roberts y S. L. Pimm. 2011. How many species of flowering plants are there? Proc. Royal Soc. B., 278: 554-559.
- Kadereit, J. y Bresinsky, A. 2013. Evolution and Systematics. Pp: 607-1040. En: Bresinsky, A., Körner, Ch., Kadereit, J., Gunther, G. y Sonnewald, U. (Eds.). Straburger´s Plant Sciences. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Kato, M. y Imaichi, R. 1997. Morphological diversity and evolution of vegetative organs in pteridophytes. En: Iwatsuki, K. y Raven, P. (Eds.). Evolution and Diversification of Land Plants. Springer-Verlag. Tokyo. Pp: 27-43.
- Koenen, E., Ojeda, D., Steeves, R., Migliore, J., Bakker, F., Wieringa, J., Kidner, C., Hardy, O., Pennington, R., Bruneau, A. y Colin, E. 2020. Large-scale genomic sequence data resolve the deepest divergences in the legume phylogeny and support a near-simultaneous evolutionary origin of all six subfamilies. New Phytologist, 225: 1355-1369.
- Kourganoff, V. 1976. La investigación Científica. 5ª Cuadernos de EUDEBA. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires. 68 pp.
- Kumar, H. y Singh, H. 1979. A textbook on algae. 2ª Edition. The MacMillan Press Ltd. New York. 216 pp.
- Lawrence, G. 1951. Taxonomy of Vascular Plants. MacMillan Publishing Co. Inc. New York. 823 pp.
- Lenzi H. y Vannier-Santos, M. 2007. Interface parasito-hospedeiro: Coabitologia - Uma visão diferente do fenómeno parasitismo. En: Coura, J. (Ed.). Dinâmica das Doenças Infecciosas e Parasitárias. Guanabara-Koogan, Río de Janeiro. Pp: 19-44.
- León, Y., Ussher, M., Rojas, Ch. y Delgado, J. 2015. Musgos de Venezuela (MDV): una base de datos para conocer y conservar la biodiversidad. Acta Botánica Venezuelica, 38(2): 169-179.
- León V. y Rico, R. 2003. Briofitos. En: Aguilera, M., Azócar, A. y González J. (Eds.), Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT). Caracas. Pp: 122-135.
- Llimona, X. 2004. Hongos. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.). Botánica. 2ª Edición. McGraw-Hill Interamericana de España. Madrid. Pp: 213-285.
- Margulis, L. 1993. Symbiosis in Cell Evolution. 2ª Edición. W.H. Freeman. San Francisco.
- Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 974 pp.
- Moreno, E. 1992. Aproximación al conocimiento de las briofitas de Venezuela. Tropical Bryology, 6: 147-156.

- Prada, C. 2004. Helechos. En: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera, S. y Valdés, B. (Eds.), Botánica. 2ª Edición. McGraw-Hill Interamericana de España. Madrid. Pp: 385-415.
- Quillet, A. 1970. Diccionario Enciclopédico Quillet. Tomo Sexto. Editorial Argentina Arístides Quillet, S.A. Buenos Aires. 638 pp.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015a. A higher-level classification of all living organisms. PLoS ONE 10(4): 1-60.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. PLoS ONE, 10(6): 1-54.
- Sánchez S. y Díaz, R. 2003. Microalgas marinas. En: Aguilera, M., Azócar, A. y González J. (Eds.), Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT). Caracas. Pp: 88-93.
- Silva, J., Erazo, C., Morillo, G. y Briceño, B. 2011. Biodiversidad de los páramos de Venezuela; Breve reseña de su ecología y botánica. En: Morillo, G., Briceño, B. y Silva, J. (Eds.). Botánica y Ecología de las Monocotiledóneas de los Páramos en Venezuela. Vol 1. Centro Editorial La Castalia C.A. Mérida, Venezuela. Pp: 15- 27.
- Smith, M., Henkel, Aime, T., Fremier, M. y Vilgalys, R. 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytologist*, 192: 699-712.
- Sonnewald, U. 2013. Alelofisiología. En: Bresinsky, A., Körner, Ch., Kadereit, J., Neuhaus, G. y Sonnewald, U. (Eds.). *Straburger´s Plant Sciences*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Pp: 569-606.
- Spes. 1978. Diccionario Ilustrado Latino-Español. Español-Latino. 11ª Edición. Editorial. Bibliograf, S.A., España. 715 pp.
- Sudgen, A. 1984. Diccionario Ilustrado de la Botánica. Círculo de Lectores S.A. Editorial Printer Colombiana Ltda. Bogotá. 208 pp.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2ª Edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Souderland, Massachusetts. 792 pp.
- Tetz, V. 2005. The pangenome concept: a unifying view of genetic information. *Medical Science Monitor*, 11(7): HY24–HY29.
- Thomas, F., Poulin, R., Gúegan, J., Michalakis, Y. y Renaud, F. 2000. Are there pros as well as cons to being parasitized? *Parasitology Today*, 16(12): 533-536.
- Tosta, C. 2001. Coevolutionary networks: a novel approach to understanding the relationships of humans with the infectious agents. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(3): 415-425.
- Vannier-Santos, M. y Lenzi, H. 2011. Parasites or cohabitants: cruel omnipresent usurpers or creative “**eminences grises**”? *Journal of Parasitology Research*, 2011: 1-19.

- Wakeford, T. 2001. *Liaisons of Life: From Hornworts to Hippos, How the Unassuming Microbe has Driven Evolution*. John Wiley y Sons, New York.
- Whatley, J. 1993. The endosymbiotic origin of chloroplasts. *International Review of Cytology*, 144: 259-299.
- Woese, C., Kandler, O y Wheelis, M. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87: 4576-4579.
- Yamamura, N. 1993. Vertical transmission and evolution of mutualism from parasitism. *Theoretical Population Biology*, 44: 95-109.
- Zimmermann, W. 1976. *Evolución Vegetal*. Ediciones Omega S.A. Barcelona. 176 pp.

Anexo 1. Propuesta de clasificación del Reino Plantae de Ruggiero *et al.* (2015b) conteniendo los rangos desde Superreino hasta Orden; donde los nombres por debajo del rango Infrarreino están ordenados alfabéticamente dentro de cada rango parental, excepto para los taxones sin nombre (N.N.) y los corchetes indican sinónimos.

SUPERREINO EUKARYOTA
REINO PLANTAE
SUBREINO BILIPHYTA
Phylum Glaucophyta
Clase Glaucophyceae
Orden Glaucocystales
Phylum Rhodophyta
Subphylum Cyanidiophytina
Clase Cyanidiophyceae
Orden Cyanidiales
Subphylum Eurhodophytina
Clase Bangiophyceae
Orden Bangiales
Orden Goniotrichales
Clase Florideophyceae
Subclase N.N.
Orden Rhodachlyales
Subclase Ahnfeltiophycidae
Orden Ahnfeltiales
Orden Pihelliales
Subclase Hildenbrandiophyceae
Orden Hildenbrandiales
Subclase Nemaliophycidae
Orden Acrochaetales
Orden Balbianiales
Orden Balliales
Orden Batrachospermales
Orden Colaconematales
Orden Entwisleiales
Orden Nemaliales
Orden Palmariales
Orden Thoreales
Subclase Rhodymeniophycidae
Orden Acrosymphytales
Orden Bonnemaisioniales
Orden Ceramiales
Orden Gelidiales
Orden Gigartinales
Orden Gracilariales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Halymeniales
	Orden Nemastomatales
	Orden Peyssonneliales
	Orden Plocamiales
	Orden Rhodymeniales
	Orden Sebdeniales
Subphylum Metarhodophytina	
Clase Compsopogonophyceae	
	Orden Compsopogonales
	Orden Erythropeltidales
	Orden Rhodochaetales
Subphylum Rhodellophytina	
Clase Porphyridiophyceae	
	Orden Porphyridiales
Clase Rhodellophyceae	
	Orden Dixoniellales
	Orden Glaucosphaerales
	Orden Rhodellales
Clase Stylonematophyceae	
	Orden Rufusiales
	Orden Stylonematales
SUBREINO VIRIDIPLANTAE	
INFRARREINO CHLOROPHYTA	
Phylum Chlorophyta	
Subphylum Chlorophytina	
Clase Chlorodendrophyceae	
	Orden Chlorodendrales
Clase Chlorophyceae	
	Orden N.N.
	(e.g., Chlorangiopsidaceae)
	Orden Chaetopeltidales
	Orden Chaetophorales
	Orden Chlamydomonadales
	[= Volvocales]
	Orden Oedogoniales
	Orden Sphaeropleales
Clase Pedinophyceae	
	Orden Marsupiomonadales
	Orden Pedinomonadales
	Orden Scourfieldiales
Clase Trebouxiophyceae	
	Orden Chlorellales
	Orden Microthamniales
	Orden Phylloisiphonales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Prasiolales
	Orden Trebouxiales
Clase Ulvophyceae	
	Orden Bryopsidales
	Orden Cladophorales
	Orden Dasycladales
	Orden Oltmansiellopsidales
	Orden Scotinosphaerales
	Orden Trentepohliales
	Orden Ulotrichales
	Orden Ulvales
Subphylum Prasinophytina	
Clase Mamiellophyceae	
	Orden Dolichomastigales
	Orden Mamiellales
	Orden Monomastigales
Clase Nephrophyceae [= Nephroselmidophyceae]	
	Orden Nephroselmidales
Clase Pyramimonadophyceae	
	Orden Palmophyllales
	Orden Prasinococcales
	Orden Pseudoscourfieldiales
	Orden Pyramimonadales
INFRARREINO STREPTOPHYTA	
Superphylum Charophyta	
Phylum Charophyta	
Clase Charophyceae	
	Orden Charales
Clase Chlorokybophyceae	
	Orden Chlorokybales
Clase Coleochaetophyceae	
	Orden Chaetosphaeridiales
	Orden Coleochaetales
Clase Conjugatophyceae [= Zygnematomphyceae]	
	Orden Desmidiiales
	Orden Zygnematales
Clase Klebsormidiophyceae	
	Orden Klebsormidiales
Clase Mesostigmatophyceae	
	Orden Mesostigmatales
Superphylum Embryophyta	
Phylum Anthocerotophyta	
Clase Anthocerotopsida	
Subclase Anthocerotidae	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Anthocerotales
Subclase Dendrocerotidae	
	Orden Dendrocerotales
	Orden Phymatocerales
Subclase Notothylatidae	
	Orden Notothyladales
Clase Leiosporocerotopsida	
	Orden Leiosporocerotales
Phylum Bryophyta	
Clase Andreaeobryopsida	
	Orden Andreaeobryales
Clase Andreaeopsida	
	Orden Andreaeales
Clase Bryopsida	
Subclase Bryidae	
	Orden Bartramiales
	Orden Bryales
	Orden Hedwigiales
	Orden Hookeriales
	Orden Hypnales
	Orden Hypnodendrales
	Orden Orthotrichales
	Orden Ptychomniales
	Orden Rhizogoniales
	Orden Splachnales
Subclase Buxbaumiidae	
	Orden Buxbaumiales
Subclase Dicranidae	
	Orden Archidiales
	Orden Bryoxiphiales
	Orden Dicranales
	Orden Grimmiales
	Orden Pottiales
	Orden Scouleriales
Subclase Diphysciidae	
	Orden Diphysciales
Subclase Funariidae	
	Orden Encalyptales
	Orden Funariales
	Orden Gigaspermales
Subclase Timmidiae	
	Orden Timmiales
Clase Oedipodiopsida	
	Orden Oedipodiales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Clase Polytrichopsida	
	Orden Polytrichales
Clase Sphagnopsida	
	Orden Ambuchananiales
	Orden Sphagnales
Clase Takakiopsida	
	Orden Takakiales
Clase Tetraphidopsida	
	Orden Tetraphidales
Phylum Marchantiophyta	
Clase Haplomitriopsida	
	Orden Calobryales
	Orden Treubiales
Clase Jungermanniopsida	
Subclase Jungermanniidae	
	Orden Jungermanniales
	Orden Porellales
	Orden Ptilidiales
Subclase Metzgeriidae	
	Orden Metzgeriales
	Orden Pleuroziales
Subclase Pelliidae	
	Orden Fossombroniales
	Orden Pallaviciniales
	Orden Pelliales
Clase Marchantiopsida	
	Orden Blasiales
	Orden Lunulariales
	Orden Marchantiales
	Orden Neohodgsoniales
	Orden Sphaerocarpaceles
Phylum Tracheophyta	
Subphylum Lycopodiophytina	
Clase Lycopodiopsida	
	Orden Isoetales
	Orden Lycopodiales
	Orden Selaginellales
Subphylum Polypodiophytina	
Clase Polypodiopsida	
Subclase Equisetidae	
	Orden Equisetales
Subclase Marattiidae	
	Orden Marattiales
Subclase Ophioglossidae [= Psilotidae]	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Ophioglossales
	Orden Psilotales
Subclase Polypodiidae	
	Orden Cyatheales
	Orden Gleicheniales
	Orden Hymenophyllales
	Orden Osmundales
	Orden Polypodiales
	Orden Salviniales
	Orden Schizaeales
Subphylum Spermatophytina	
Superclase “Angiospermae”	
Clase Magnoliopsida	
	Superorden N.N.
	Orden N.N. (e.g., Icacinaceae)
	Superorden Amborellanae
	Orden Amborellales
	Superorden Asteranae
	Orden Apiales
	Orden Aquifoliales
	Orden Asterales
	Orden Boraginales
	Orden Bruniales
	Orden Cornales
	Orden Dipsacales
	Orden Ericales
	Orden Escalloniales
	Orden Garryales
	Orden Gentianales
	Orden Lamiales
	Orden Paracryphiales
	Orden Solanales
	Superorden Austrobaileyanae
	Orden Austrobaileyales
	Superorden Berberidopsidanae
	Orden Berberidopsidales
	Superorden Buxanae
	Orden Buxales
	Superorden Caryophyllanae
	Orden Caryophyllales
	Superorden Ceratophyllanae
	Orden Ceratophyllales
	Superorden Dilleniae
	Orden Dilleniales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Superorden Liliaeae [= Monocotyledones]
Orden Acorales
Orden Alismatales
Orden Arecales
Orden Asparagales
Orden Commelinales
Orden Dasygogonales
Orden Dioscoreales
Orden Liliales
Orden Pandanales
Orden Petrosaviales
Orden Poales
Orden Zingiberales
Superorden Magnolianae
Orden Canellales
Orden Chloranthales
Orden Laurales
Orden Magnoliales
Orden Piperales
Superorden Myrothamnanae
Orden Gunnerales
Superorden Nymphaeanae
Orden Nymphaeales
Superorden Proteanae
Orden Proteales
Superorden Ranunculanae
Orden Ranunculales
Superorden Rosanae
Orden Brassicales
Orden Celastrales
Orden Crossosomatales
Orden Cucurbitales
Orden Fabales
Orden Fagales
Orden Geraniales
Orden Huerteales
Orden Malpighiales
Orden Malvales
Orden Myrtales
Orden Oxalidales
Orden Picramniales
Orden Rosales
Orden Sapindales

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Vitales
	Orden Zygothyllales
	Superorden Santalanae
	Orden Santalales
	Superorden Saxifraganae
	Orden Saxifragales
	Superorden Trochodendranae
	Orden Trochodendrales
	Superclase “ Gymnospermae ”
	Clase Cycadopsida
	Subclase Cycadidae
	Orden Cycadales
	Clase Ginkgoopsida
	Subclase Ginkgooidae
	Orden Ginkgoales
	Clase Gnetopsida
	Subclase Gnetidae
	Orden Gnetales
	Clase Pinopsida
	Subclase Pinidae
	Orden Pinales

Anexo 2. Nuevo concepto clasificatorio propuesto para las plantas.

MegaGrupo Eucariota

SuperGrupo Algae (organismos que crecen en medio líquido, excepcionalmente en medio sólido, cuerpo vegetativo unicelular, si pluricelular con ausencia de plasmodesmos, sin cloroplastos o con cloroplastos con doble membrana, con o sin clorofila b, con o sin taxismo, presencia de esporas)

Grupo Bilialgae (sin clorofila b y c, con ficobilisomas)

SuperRango Glaucophyta (plástidos en forma de cianella, flageladas o no)

Rango Cyanidiophytina

Glaucophyceae

Glaucocystales

SuperRango Rhodophyta (cloroplastos con doble membrana, sin estado flagelar y sin taxismo)

Rango Cyanidiophytina

Cyanidiophyceae

Cyanidiales

Rango Eurhodophytina

Bangiophyceae

Bangiales, Goniotrichales

Florideophyceae

Rhodaclyales, Ahnfeltiales, Pihelliales, Corallinales, Rhodogorgonales, Sporolithales, Hildenbrandiales, Acrochaetales, Balbiniales, Ballales, Batrachospermales, Colaconematales, Entwisleiales, Namaliales, Palmariales, Thoreales, Acrosymphytales, Bonnemaisionales, Ceramiales, Gelidiales, Gigartinales, Gracilariales, Halymeniales, Nemastomatales, Peyssonneliales, Plocamiales, Rhodymeniales, Sebdeniales

Rango Metarhodophytina

Compsopogonophyceae

Compsopogonales, Erythropeltidales, Rhodochaetales

Rango Rhodeliophytina

Porphyridiophyceae

Porphyridiales

Rhodeliophyceae

Dixonellales, Glaucosphaerales, Rhodellales

Stylonematophyceae

Rufusiales, Stylonematales

Grupo Viridialgae (clorofila a y b, cloroplastos con doble membrana, sin ficobilisomas, taxismo presente o ausente)

(Continúa)

Anexo 2. Continuación.

SubGrupo	Chlorophyta
SuperRango	Chlorophyta (división celular sin fragmoplasto, presencia de glicolato dehidrogenasa, flagelos en pares o múltiplo de 2)
Rango	Chlorophytina
	Chlorodendrophyceae
	Chlorodendrales
	Chlorophyceae
	Chlorangiosidales, Chaetopeltidales, Chaetophorales, Chlamydomonales, Oedogoniales, Sphaeropleales
	Pedinophyceae
	Marsupiomonadales, Pedinomonadales, Scourfieldiales, Chlorellales, Microthamniales, Phylisiphonales, Trebouxiales
	Ulvoephyceae
	Bryopsidales, Cladophorales, Dasycladales, Oltmansiellopsidales, Scotinosphaerales, Trentepholiales, Ulotrichales, Ulvales
Rango	Prasinophytina
	Mamiellophyceae
	Dolichomastigales, Mamiellales, Monomastigales
	Nephrophyceae (=Nephroselmidophyceae)
	Nephroselmidales
	Pyramimonadophyceae
	Palmophyllales, Prasinococcales, Pseudoscourfieldiales, Pyramimonadales
SubGrupo	Streptophyta
SuperRango	Conjugatophytina (=Zygnematophytina) (sin taxismo, mitosis abierta: usualmente con ficoplasto, pero algunas veces con fragmoplasto y placa celular, presencia de glicolato oxidasa, flagelos cuando presente rudimentarios y en pares)
	Conjugatophyceae (=Zygnematophyceae)
	Desmidiales, Zygnematales
Rango	Klebsormidiophytina
	Klebsormidiophyceae
	Klebsormidiales
Rango	Mesostigmatophytina
	Mesostigmatophyceae
	Mesostigmatales
MegaRango	Charophyta (oogamas, ausencia de embrión)
SuperRango	Charophyta
	Charophyceae
	Charales

(Continúa)

Anexo 2. Continuación.

Chlorokybophyceae
Clorokybales
Coleochaetophyceae
Chaetosphaeridiales, Coleochaetales
MegaRango Embryophyta (presencia de embrión, arquegoniadas o con rudimentos seminales)
SuperRango Anthocerotophyta (arquegonios, gametofito parenquimático, sin cuerpos oleíferos, el esporofito es una capsula con esporas, un meristema intercalar, estomas y un cloroplasto con pirenoide)
Anthocerotopsida
Anthocerotidae
Anthocerotales
Dendrocerotidae
Dendrocerotales, Phymatocerotales
Notothyliatidae
Notothyladales
Leiosporocerotopsidae
Leiosporocerotales
SuperRango Bryophyta (arquegonios, gametofito sin cuerpos oleíferos, esporofito diferenciado en pie, seta y capsula, ésta solo contiene esporas)
Andreaeobryopsida
Andreaeobryales
Andreaeopsida
Andreaeales
Bryopsida
Bryidae
Bartramiales, Bryales, Hedwigiales, Hookeriales, Hypnales, Hypnodendrales, Orthotrichales, Ptychomniales, Rhizogoniales, Splachnales
Buxbaumiidae
Buxbaumiales
Dicranidae
Archidiales, Bryoxiphiales, Dicranales, Grimmiales, Pottiales, Scouleriales
Diphysciidae
Diphysciales
Funariidae
Encalyptales, Funariales, Gigaspermales
Timmidae
Timmiales
Oedipodiopsida
Oedipodiales
Polytrichopsida
Polytrichales

(Continúa)

Anexo 2. Continuación.

Sphagnopsida
Ambuchananiales, Sphagnales
Takakiopsida
Takakiales
Tetraphidopsida
Tetraphidales
SuperRango Marchantiophyta (arquegonios, gametofito parenquimático, con cuerpos oleíferos, esporofito diferenciado en pie, seta incolora y capsula sin estomas, pero con esporas y eláteres)
Haplomitriopsida
Jungermanniidae
Jungermanniales, Porellales, Ptilidiales
Metzgeriidae
Metzgeriales, Pleuroziales
Pellidae
Fossombrionales, Pallaviciniales; Pelliales
Marchantiopsida
Blasiales, Lunulariales, Marchantiales, Neohodgsoniales, Spaerocarpales
SuperRango Tracheophyta (arquegonios y/o rudimentos seminales u óvulos, esporofito con tejido vascular constituido por xilema vasos y/o traqueidas y floema células cribosas y/o elemento de los tubos cribosos)
Rango Lycopodiophytina (arquegonios, micrófilos, isosporadas o heterosporadas)
Lycopodiopsida
Isoetales, Lycopodiales, Selaginellales
Rango Polypodiophytina (arquegonios, micrófilos o megáfilos, isosporadas o heterosporadas)
Polypodiopsida
Equisetidae
Equisetales
Marattidae
Marattiales
Ophioglossidae (=Psilotidae)
Ophioglossales, Psilotales
Polypodiidae
Cyatheaales, Gleicheniales, Hymenophyllales, Osmundales, Polypodiales, Salviniiales, Schizaeales
Rango Spermatophytina (megáfilos, heterosporadas, rudimentos seminales, sperma= semillas)
SubRango Gymnospermae (semillas no protegidas o desnudas)
Cycadopsida
Cycadidae
Cycadales

(Continúa)

Anexo 2. Continuación.

Ginkgoopsida
Ginkgooidae
Ginkgoales
Gnetopsida
Gnetidae
Gnetales
Pinopsida
Pinidae
Pinales
SubRango Angiospermae (semillas protegidas en sacos=ovarios, ausencia de taxismo)
Clase Magnoliopsida
Amborellales, Nymphaeales, Laurales, Austrobaileyales, Ceratophyllales, Chlorantales, Magnoliales, Canellales, Piperales, Acorales, Alismatales, Arecales, Asparagales, Commelinales, Dasygogonales, Dioscoreales, Liliales, Pandanales, Poales, Zingiberales, Berberidopsidales, Caryophyllales, Dilleniales, Santalales, Saxifragales, Vitales, Apiales, Aquifoliales, Asterales, Cornales, Dipsacales, Ericales, Garryales, Gentianales, Lamiales, Solanales, Buxales, Gunnerales, Proteales, Ranunculales, Brassicales, Celastrales, Crossomatales, Cucurbitales, Fabales, Fagales, Geraniales, Huerteales, Malpighiales, Malvales, Myrtales, Oxalidales, Picramniales, Rosales, Sapindales, Zygophyllales, Sabiales, Trochodendrales

CAPÍTULO 9

EL REINO ANIMALIA

Leida Valero-Lacruz y Jaime E. Péfaur

Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
Correos: leidava@gmail.com; jaime.pefaur@gmail.com

INTRODUCCIÓN

Los animales constituyen un grupo extraordinariamente diverso de organismos que, aunque varían en complejidad desde simples esponjas marinas hasta seres humanos, la mayoría de ellos comparten características indiscutibles. Los animales son organismos eucariotas, multicelulares, heterótrofos que ingieren su alimento y generalmente se convierten en criaturas móviles con un plan corporal fijo. Una característica principal única del reino animal es la presencia de tejidos diferenciados, como nervios, músculos y tejidos conectivos, que están especializados para realizar funciones específicas. La mayoría de los animales se reproducen sexualmente, lo que lleva a una serie de etapas embrionarias del desarrollo que son relativamente similares en todo el reino animal. Una clase de genes de control transcripcional llamados genes **Hox** dirige la organización de los principales planes del cuerpo animal, y estos genes son acentuadamente homólogos en todo el reino animal.

LA CONCEPTUALIZACIÓN DEL ANIMAL

Aun cuando los miembros del Reino Animalia son extraordinariamente diversos, la mayoría de ellos comparten características que los distinguen de los demás organismos pertenecientes a otros Reinos existentes en la naturaleza. La zoología, una parte importante de la biología, es la ciencia encargada de recabar los conocimientos acerca de estos organismos y de dilucidar las interrogantes que el Ser animal plantea en sus diferentes niveles de organización. Todos los animales son organismos eucariotas, multicelulares, y casi todos tienen un nivel de organización de tejido complejo con células diferenciadas y especializadas para el desempeño de una función específica. Presentan movilidad, al menos durante alguna fase de su ciclo de vida. Todos requieren una fuente de alimento, por lo tanto, son heterótrofos que ingieren parte o la totalidad de otros organismos vivos o muertos y, de acuerdo a lo que consumen, se pueden dividir en tres grupos ecológicos generales: carnívoros (que se alimentan de otros animales), herbívoros (que se alimentan de plantas), omnívoros (que se alimentan tanto de otros animales como

de plantas). La mayoría se reproduce sexualmente, y las crías o progenie pasan por una serie de etapas de desarrollo que establecen un plan corporal determinado y fijo. Este plan corporal o arquetipo se refiere a la morfología del animal, a la configuración general de su estructura y organización, a su simetría, al número de hojas embrionarias y al número de cavidades que conforman su cuerpo.

Los biólogos evolucionistas señalan que la transición a la multicelularidad eventualmente ocurrió de forma independiente en al menos 16 linajes eucariotas (Cavalier-Smith, 1993), incluidos plantas, hongos y animales (Figura 1). Así mismo, la asombrosa radiación que presentan estos últimos, sugiere que la multicelularidad fue un paso evolutivo importante hacia la complejidad de los organismos, donde pudo haber desempeñado, en una etapa temprana de la evolución, un papel importante frente a la depredación. El otro beneficio inmediato pudo haber sido que permitió la división del trabajo entre diferentes tipos de células, consiguiéndose la diferenciación y especialización de las mismas.

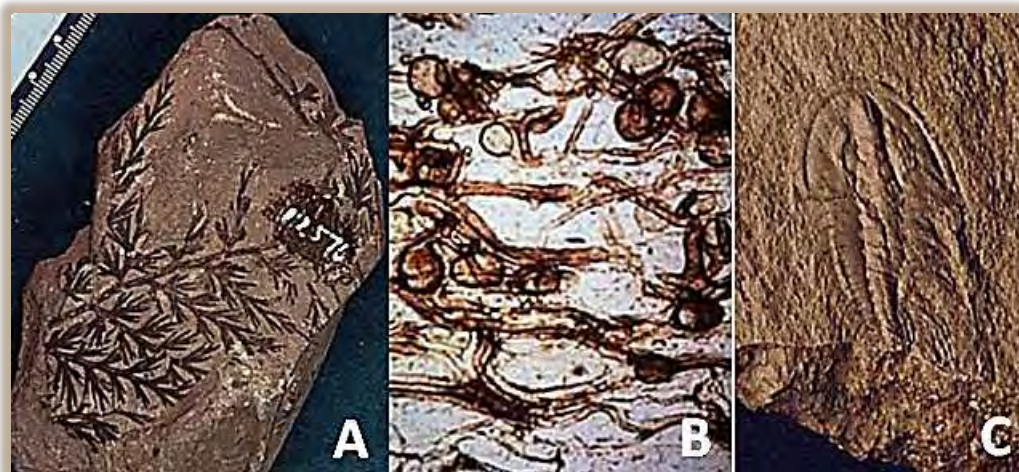


Figura 1. Fósiles del Devónico que resultan ser altamente complejos: (A) una planta (*Sphenopteris sp.*), (B) un hongo (*Paleomyces sp.*) y (C) un animal (Trilobites). Los primeros organismos multicelulares probablemente fueron más simples, pero no dejaron registro fósil.

Fuente: Modificado de: <https://ucmp.berkeley.edu>.

Como organismos multicelulares, los animales se diferencian de las plantas y los hongos porque sus células no poseen pared celular, pueden estar incrustadas en una matriz extracelular que proporciona volumen, forma y resistencia de muchos tejidos *in vivo*, como el cartílago, el hueso, la sangre, el tejido conectivo, entre otros (Kim *et al.*, 2011), y desarrollan uniones intercelulares especializadas para impedir el paso de materiales o establecer una comunicación rápida entre las células adyacentes, como son los desmosomas, las uniones estrechas y las uniones en hendidura (Solomon *et al.*, 2013).

También como organismos multicelulares pueden alcanzar grandes tallas, aun cuando sus células individuales presentan un tamaño limitado debido a la proporción de la superficie de la célula respecto de su volumen; es decir, la membrana plasmática de las células individuales debe ser lo suficientemente grande comparada con su volumen, a fin de regular de manera eficaz el ambiente interno en la célula y, así, mantener las condiciones necesarias para la vida. Sin embargo, no es el tamaño individual de las células lo que determina la talla de un animal, sino la cantidad de células codificadas por sus genes (Figura 2). Adicionalmente, aparece como una característica general más el hecho de que el crecimiento, expresado como aumento de masa de un órgano o del cuerpo por unidad de tiempo, es limitado en los animales (Phillips, 1976).

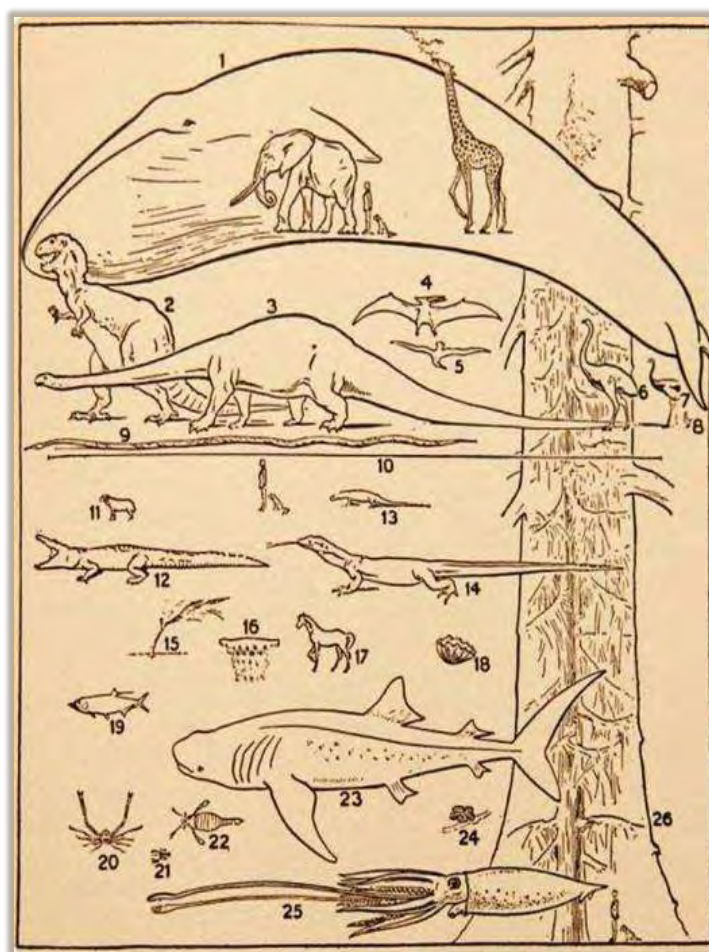


Figura 2. Representación gráfica de los tamaños extremos que pueden alcanzar los organismos multicelulares. Están ilustrados, con cierta proporcionalidad, animales invertebrados y vertebrados más algunas plantas. Fuente: Wells H. G., J. Huxley y G. P. Wells, *The Science of Life* publicado en tres volúmenes entre 1929 y 1930.

Los animales poseen tejidos únicos que permiten la coordinación (tejido nervioso) de la motilidad (tejido muscular), ausentes en otros organismos multicelulares como los hongos y las plantas. Los animales también se caracterizan por tejidos conectivos especializados que proporcionan soporte estructural para células y órganos. Este tejido conectivo constituye el entorno extracelular de las células y está integrado por sustancias orgánicas e inorgánicas.

En los animales vertebrados, el tejido óseo es un tipo de tejido conectivo que soporta toda la estructura del cuerpo. Las células óseas del hueso, llamadas osteocitos, secretan y mantienen la matriz, asegurando un tejido vivo dinámico que cambia su forma y arquitectura interna de manera gradual, en reacción a procesos normales de crecimiento y estrés físico. Los tejidos epiteliales cubren las superficies corporales (capa externa de la piel) y revisten las cavidades (tubo digestivo, vías respiratorias, cavidades excretoras y reproductivas); y realizan una amplia variedad de funciones, tales como protección, absorción, secreción y sensación. La epidermis cubre todo el cuerpo y lo protege de lesiones mecánicas, agentes químicos y biológicos y pérdida de líquidos. El tejido epitelial que reviste el tubo digestivo absorbe nutrientes y agua hacia el interior del cuerpo. Las glándulas secretan hormonas, enzimas o sudor; y otras células epiteliales se especializan como receptores sensoriales que reciben información del ambiente.

En los animales invertebrados, particularmente los insectos, cada célula de los tejidos y órganos (con excepción del sistema nervioso central) están en contacto entre ellas únicamente para dar complejidad, mas no forman las masas tridimensionales de células que utilizan casi todos los demás animales. De este modo, la variedad de formas del cuerpo en los insectos viene siendo resultado de la actividad de una única capa de células epidérmicas, exhibida en la secreción y modificación del exoesqueleto cuticular inerte de quitina, que incluso determina la forma y características de los sucesivos estadios larvarios, culminando en la forma específica del cuerpo adulto, mediado por neurohormonas (Phillips, 1976).

El Desarrollo Animal

El desarrollo de un animal implica una serie de procesos, a partir de células derivadas de uno o más individuos progenitores, que eventualmente conducen a la formación de un nuevo animal. Por lo tanto, este desarrollo ocurre siguiendo el proceso, conocido como reproducción, por el cual la generación original produce una nueva generación de organismos.

Tipos de Reproducción

Una característica propia de todos los seres vivos es su capacidad de reproducirse. Las formas en que se reproducen los animales son considerablemente diversas, pero pueden englobarse básicamente en dos grandes grupos: asexual y sexual.

En la reproducción asexual, un solo individuo progenitor provee las células de la nueva descendencia de organismos. Así, el nuevo individuo puede reproducirse por gemación, esto es, un grupo de células en la superficie del cuerpo del progenitor que crece en forma de una yema. Esta puede independizarse o quedar unida al cuerpo del progenitor formando una colonia. El ejemplo más clásico se observa en las hidras y otros cnidarios (Figura 3A).

La gemulación es otra forma de reproducción asexual que se observa en las esponjas de agua dulce (gémulas) y los briozoos (estatoblastos). Los agregados celulares a partir de los cuales se desarrollan los nuevos individuos, se forman en el interior del cuerpo del progenitor rodeado de una cápsula protectora resistente capaz de soportar condiciones ambientales desfavorables (Figura 3B). El grupo de células internas se activan y se liberan después de la muerte del progenitor, formando nuevos individuos.

En otros animales, el cuerpo del progenitor puede fragmentarse y cada fracción regenerar las partes faltantes para convertirse en animales completos. Esta reproducción por fragmentación se da en las esponjas y algunas anémonas, gusanos planos y gusanos redondos. Entre los equinodermos, las estrellas quebradizas también pueden reproducirse al romperse por la mitad del disco del cuerpo, con cada una de las partes creciéndole posteriormente la mitad faltante y los brazos correspondientes (Figuras 3C, D). Evidentemente, en este caso es difícil decir cuál de los dos individuos resultantes es el progenitor y cuál el descendiente, por lo cual se denomina regeneración.

En algunas especies de nemátodos, gasterópodos, crustáceos, insectos, peces, anfibios y reptiles se puede observar la partenogénesis (G. *parthenos*, “virgen”, “pura”, “intacta” + *génesis*, “principio”, “origen”), donde los huevos no fecundados de las hembras pueden transformarse en nuevos descendientes; estos individuos son absolutamente idénticos a la madre, incluida su composición cromosómica. Sin embargo, en ocasiones la partenogénesis se alterna con periodos de reproducción sexual, donde se engendran machos fértiles que se aparean con las hembras para fecundar los óvulos.

Una característica común de estas formas de reproducción asexual es que las células (nunca una sola) que participan en la formación del nuevo individuo son esencialmente iguales a las células del cuerpo o células somáticas del progenitor. Lo que significa que el número de cromosomas, estructuras que llevan el material hereditario, en las células de los descendientes es el mismo que en las células somáticas del progenitor, constituyendo un conjunto normal, doble o diploide (2n). Los progenitores transmiten el cien por ciento de sus genes a cada uno de sus hijos, produciendo descendientes genéticamente idénticos. Es la forma más rápida y eficiente de reproducción, ya que los animales involucrados no tienen que exponerse al riesgo de la depredación asociada al acto de apareamiento, así como a la vulnerabilidad que genera la disponibilidad o receptividad sexual. Igualmente, si el predecesor está bien adaptado a su hábitat, y éste es estable, entonces todos sus sucesores se verán beneficiados (Solomon *et al.*, 2013).

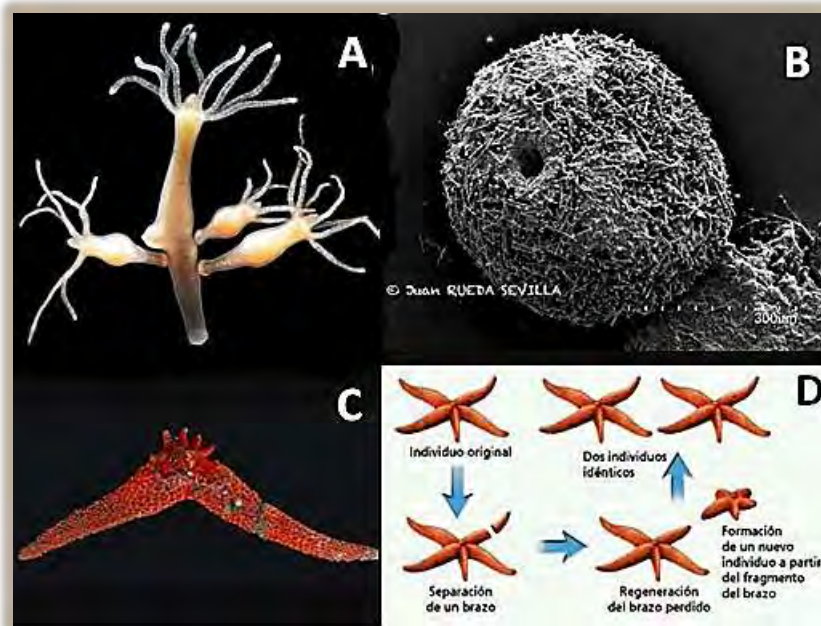


Figura 3. Tipos de reproducción asexual.
(A) Gemación en un pólipo de agua dulce, *Hydra vulgaris*. Fuente: https://www.scienceinschool.org/sites/default/files/articleContentImages/42/competition/issue42competition_fig2.jpg
(B) Gémula de *Radiospongilla cerebellata* con el micropilo abierto. Fuente: http://macroinvertebrados1.rssing.com/chan-10714287/all_p5.html
(C) Fragmentación y regeneración de cuatro brazos en *Echinaster sepositus*. Fuente: <https://litoraldegranada.ugr.es/wp-content/uploads/2018/09/ESREGEN.jpg>
(D) Simulación del proceso de fragmentación y regeneración. Fuente: <http://biologia-nicky.blogspot.com/2011/11/fragmentacion-y-regeneracion.html>

No obstante, la mayoría de los animales se reproduce sexualmente, hecho que los distingue de los hongos, protozoarios y bacterias, donde la reproducción asexual es común o exclusiva. La variabilidad genética asociada al proceso de reproducción sexual genera ventajas tan grandes que la mayoría de los animales se reproducen sexualmente, al menos en algún momento de su vida. Para este tipo de reproducción se necesita el aporte de las células sexuales, llamadas gametos masculino y femenino, para la formación de un nuevo individuo. Estos gametos difieren básicamente de las células somáticas en haber experimentado la meiosis, un proceso en que el número de cromosomas se reduce a la mitad del número diploide ($2n$), encontrado en las células somáticas. Así, las células sexuales resultantes son haploides (n), capaces de dar origen a un nuevo individuo solo después que dos de ellas (células sexuales) se hayan unido en un proceso llamado fecundación. Este proceso genera un huevo fertilizado diploide ($2n$), el cigoto.

La producción de células espermáticas (espermatogénesis) y de óvulos (oogénesis) puede ocurrir en progenitores genéticamente distintos (dioicos) o en el mismo progenitor (monoico o hermafrodita). En este sentido, se tiene que la diferenciación entre macho (♂) y hembra (♀) está dada por el tamaño y la movilidad de los gametos que produce el animal; esto es, el espermatozoide del macho es pequeño y móvil, y el óvulo de la hembra es grande y sésil. Por otra parte, la fecundación puede ser externa, común en muchas especies acuáticas, o interna, como ocurre especialmente en animales terrestres. En la fecundación externa, los animales suelen liberar simultáneamente grandes cantidades de gametos en el agua, y la unión de ellos se realiza aleatoriamente fuera del cuerpo de los progenitores. En cambio, la fecundación interna asegura que las células espermáticas se depositen en el interior del cuerpo de la hembra, dejándole menos acción al azar.

La reproducción sexual genera gran variabilidad en la progenie, ya que todas las células del cuerpo se derivan del óvulo fecundado. Un cambio que ocurra en las células sexuales de los progenitores, proporcionará inmediatamente un nuevo genotipo en cada célula de la descendencia, originando por lo menos algunos descendientes que puedan ser más capaces de sobrevivir que cualquiera de los progenitores. Esto favorece la probabilidad de que al menos uno de ellos sobreviva en un ambiente cambiante, más que si todos fuesen muy semejantes. Por ejemplo, los animales han desarrollado adaptaciones defensivas ante sus depredadores, esto es, si los depredadores cambian su estrategia de ataque, la variabilidad generada por la reproducción sexual permitirá que las presas se adapten rápidamente al cambio (coevolución). Por otra parte, se plantea que la reproducción sexual posee ventajas selectivas que no están relacionadas con la variabilidad genética. El proceso de recombinación del material genético que tiene lugar durante la meiosis, representa una oportunidad para corregir posibles mutaciones perjudiciales para el animal (Bernstein *et al.*, 1985).

En el curso de la evolución animal, la reproducción sexual ha sido seleccionada y establecida en todas las líneas principales de organismos; mientras que la reproducción asexual sólo se encuentra en casos específicos y grupos restringidos. Sin embargo, como se señaló anteriormente, tanto la reproducción sexual como la asexual tienen sus ventajas, por lo que no es de extrañar que algunos animales hayan desarrollado la capacidad de emplear ambos procesos.

En la abeja melífera (*Apis mellifera*) y algunas especies de himenópteros sociales (hormigas y avispas), existe un sistema de reproducción haplodiploide (Figura 4). En ese sistema, los óvulos fecundados generalmente producen hembras diploides (obreras y reinas) con 32 cromosomas restablecidos por medio de la fusión de dos productos de la meiosis, mientras que los óvulos sin fecundar producen machos haploides (zánganos) con un solo juego de cromosomas (16) provenientes de la madre, a través de la partenogénesis arrenotoquia (G. *arreno*, “macho”, “varón” + *tokos*, “alumbramiento” “parto” “hijo” + sufijo *ia*, “cualidad”) (Baudry *et al.*, 2004).

Una interesante situación biológica ocurre en estas abejas melíferas y otros himenópteros, donde el sexo no está determinado directamente por el nivel de ploidía, sino por el genotipo en el llamado *locus sexual*. La heterocigosidad en este locus multialélico es necesaria para producir una hembra, mientras que la hemicigosidad (para un genoma haploide) u homocigosidad (para un genoma diploide) produce machos. Los machos diploides son estériles y la carga genética que generan en una colonia se evita mediante su eliminación temprana por parte de las obreras.

Además de la partenogénesis arrenotoquia general, en himenópteros se conocen algunos casos de partenogénesis telitoquia (G. *thelys*, “hembra” + *tokos*, “alumbramiento” “parto” “hijo” + sufijo *ia*, “cualidad”). La telitoquia puede ocurrir a causa de una variedad de mecanismos los cuales tienen varios grados de impacto en el nivel de consanguinidad o endogamia. Para la abeja melífera resulta particularmente ventajosa esta capacidad: se producen machos (zánganos) sólo cuando hace falta esperma, de lo contrario y regularmente se producen las hembras (obreras), que participan activamente en el mantenimiento de la colmena (Baudry *et al.*, 2004).

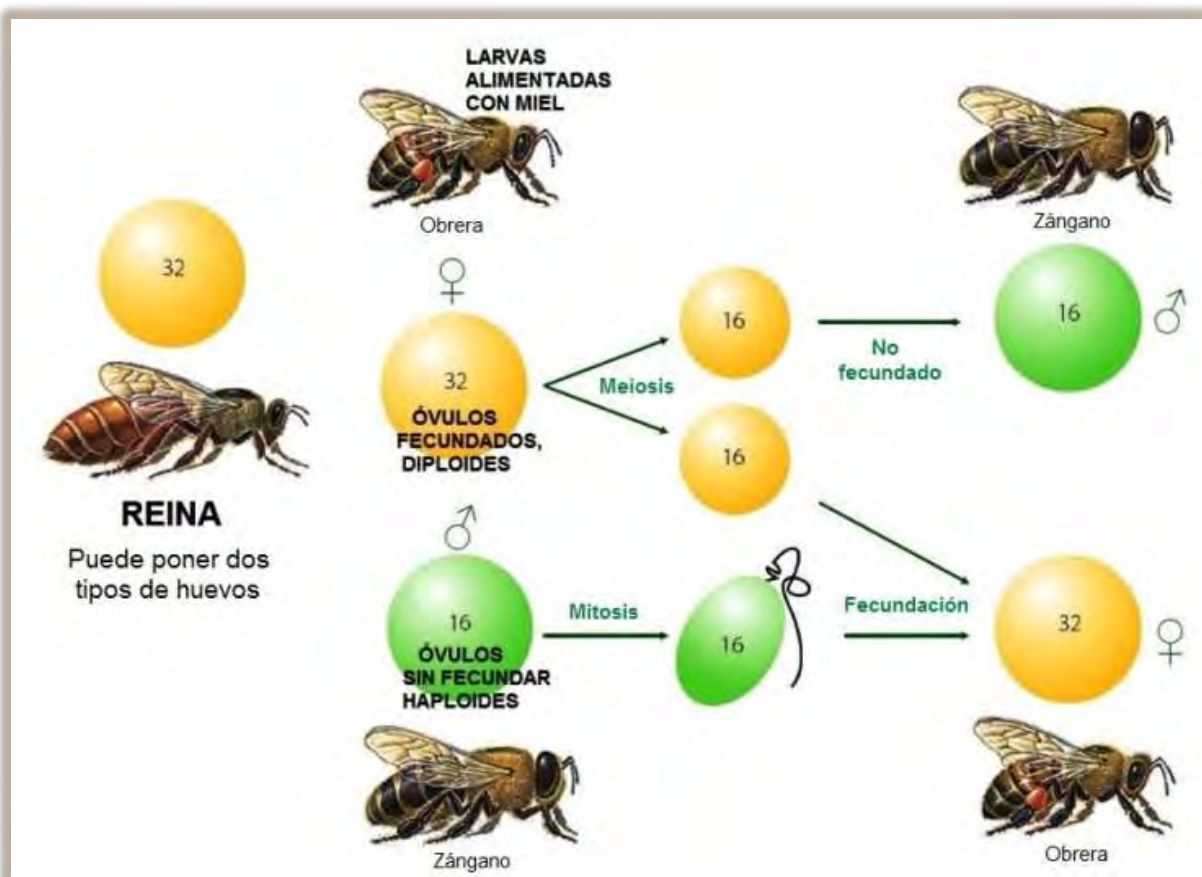


Figura 4. Castas de *Apis mellifera*. Las cifras internas señalan el número de cromosomas que posee cada tipo de huevos.

Fuente: <https://www.pinterest.com/juandeleemos/>

Otro ejemplo extraordinario de la diversidad de los modos reproductivos es provisto por el gusano palolo *Eunice viridis* de las Islas Samoa, en el océano Pacífico al Este de Nueva Guinea. Este poliqueto excavador que vive en galerías en el fondo del mar, emerge una vez al año cuando segmentos especializados del cuerpo (*epitocos* dedicados a la reproducción sexual) se duplican y liberan por gemación, y nadan hacia la superficie para liberar sus gametos. Esta conducta aumenta la probabilidad de fecundación de la población, mientras que el resto del gusano (atoco) permanece seguro en el fondo del océano. El comportamiento sincrónico, llamado de enjambamiento, congrega a los individuos sexualmente maduros durante un tiempo corto (solo dos días), en respuesta, generalmente, a las intensidades de luz cambiantes y a los períodos lunares (Caspers, 1984; Bentley *et al.*, 2001).

Desarrollo Embrionario

El proceso de desarrollo animal comienza con una serie de divisiones celulares mitóticas, que llevan a la segmentación del cigoto, el cual es totipotente, es decir, que tiene el potencial de dar origen a todos los tipos celulares del animal completo (Davidson, 1987; Moore, 1987). Tres divisiones celulares transforman el cigoto unicelular en una estructura de ocho células, sin ningún periodo de crecimiento entre cada ciclo celular (Figuras 5a-c).

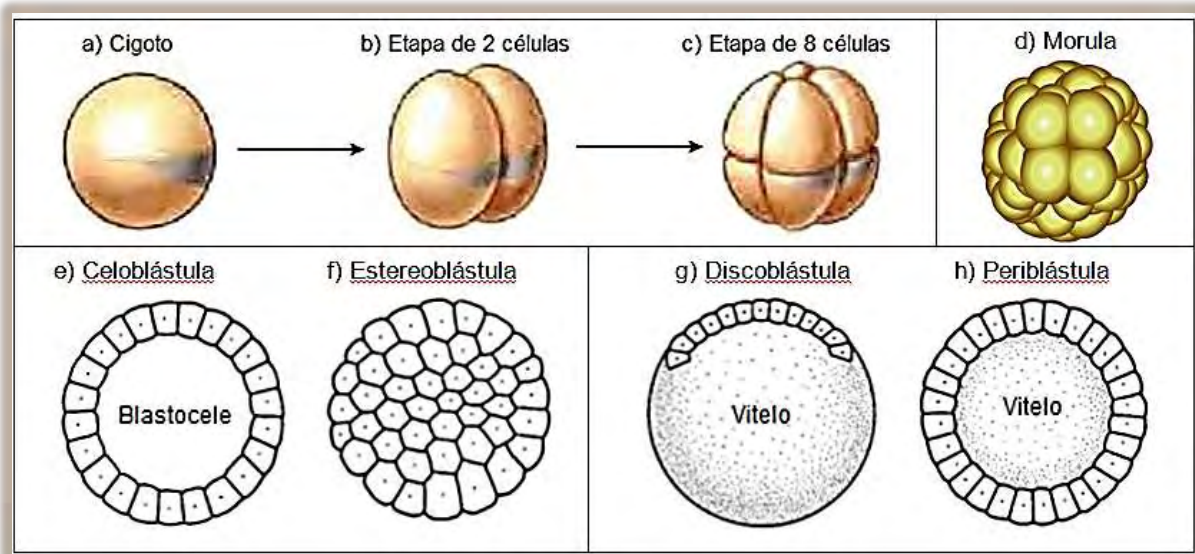


Figura 5. Divisiones segmentarias durante las cuales se secciona el cigoto para dar origen a diversas estructuras durante el desarrollo embrionario de un animal, de acuerdo con la cantidad y distribución del vitelo.

Fuente: Modificado de: Hickman *et al.* (2006).

Así, aunque el número de células aumenta, el tamaño del ahora embrión permanece igual. Después de una mayor división celular y reordenamiento de las células existentes, o blastómeros, se forma una estructura maciza de 32 células llamada mórula (Figura 5d). Cuando ésta presenta de 64 a algunos cientos de blastómeros, se forma la blástula (G. **blastos**, “germen” + el sufijo diminutivo latín **-ŭla**). Esta blástula consiste en una única capa de células, los blastómeros, que cierran una cavidad o blastocele (G. **blastos**, “germen” + **-cele** forma alternativa de **-coel**, “cavidad”) que suele ser hueca y estar llena de fluido (Figuras 5e-h). Sin embargo, el patrón de segmentación del huevo está influenciado por la cantidad y distribución del vitelo (citoplasma del óvulo de los animales), que varía entre los distintos grupos de animales de acuerdo con las necesidades del embrión. Cabe distinguir que existen diferentes tipos, tal como aparecen en la Tabla 1.

La función del vitelo es nutrir al embrión, por lo tanto, se puede observar que en los huevos telolecíticos de las aves y los reptiles las crías muestran desarrollo directo, ya que el vitelo es abundante para mantener al embrión hasta su eclosión en forma de un adulto en miniatura. Por el contrario, cuando hay poco vitelo como en los huevos isolecíticos de los equinodermos, el desarrollo es indirecto. El huevo tiene sólo el suficiente vitelo para nutrir a un embrión que rápidamente se convierte en una larva capaz de alimentarse por sí misma. En el caso particular de los huevos isolecíticos de los mamíferos placentarios, se entiende que el soporte nutricional del embrión está dado por el sistema placentario de la progenitora.

Luego, la blástula sufre una mayor división y reordenamiento celular durante un proceso llamado gastrulación. Esto conduce a la formación de la siguiente etapa de desarrollo, la gástrula, en la que se forma la futura cavidad digestiva. Así, de acuerdo al número de capas embrionarias que se desarrollan durante la gastrulación, se pueden identificar dos grandes grupos de animales: diploblásticos y triploblásticos. Este proceso tiene lugar cuando un conjunto de células en el polo vegetal experimenta una serie de cambios de forma, que hace que un lado de la blástula se doble hacia adentro (invaginación) hasta que la pared se extienda aproximadamente un tercio de la distancia en el blastocele, formando una cavidad interna. El embrión se convierte en una especie de copa con doble capa, donde la cubierta interna reviste la cavidad digestiva, arquenterón (G. **archi**, “antiguo” + **-enteron**, “tubo digestivo”) o gastrocele (G. **gastér**, “estómago” + **-cele**, forma alternativa de **-coel**, “cavidad”). La abertura de la cavidad digestiva es el blastoporo, donde se situará el futuro ano.

Tabla 1. Características generales de los huevos presentes en la escala zoológica.

Cantidad de vitelo	Tipo de huevo		Segmentación	Blástula	Grupo animal
Muy pequeña	Alecítico		Holoblástica	Celoblástula (blástula hueca y llena del blastocele)	Algunos mamíferos
Relativamente pequeña, distribuido de manera uniforme por todo el citoplasma.	Isolecítico	Oligolecítico	Holoblástica	Celoblástula igual	Equinodermos (pepino)
			Holoblástica radial subigual	Celoblástula subigual	Amphioxo
			Holoblástica radial desigual	Celoblástula desigual (ciliada)	Equinodermos (erizo)
			Holoblástica bilateral igual	Celoblástula igual	Tunicados
			Holoblástica rotacional	Celoblástula desigual	Mamíferos placentarios. <i>Ascaris</i> sp.
	Heterolecítico	Holoblástica espiral	Esteroblástula (blástula resultante de la segmentación espiral que no posee blastocele)	Moluscos, Anélidos	
		Holoblástica bilateral desigual	Celoblástula desigual	Anfibios, Peces ganoideos	
Grande, concentrado en el polo vegetal. El polo opuesto, más activo metabólicamente, es el polo animal.	Telolecítico		Meroblástica discoidal	Discoblástula	Peces
				Celoblástula desigual	Aves, Reptiles, Mamíferos monotremas
Grande, concentrado en el centro del huevo	Centrolecítico		Meroblástica superficial	Periblástula	Insectos, otros Artrópodos

Con excepción de las esponjas, durante la gastrulación se forman una o dos capas embrionarias más. Las dos o tres capas germinales están programadas para desarrollarse en determinados tipos de tejidos, órganos y sistemas de órganos durante un proceso llamado organogénesis (Figura 6). El ectodermo genera el epitelio externo del cuerpo del animal y da origen al sistema nervioso y a los órganos sensoriales. Los tejidos óseo y muscular, y los sistemas circulatorio, excretor y reproductivo, se derivan del mesodermo. Por último, el endodermo origina los tejidos que finalmente revisten el tubo digestivo, y los órganos que se desarrollan como excrescencias del tubo digestivo, que incluye al hígado, al páncreas y a los pulmones.

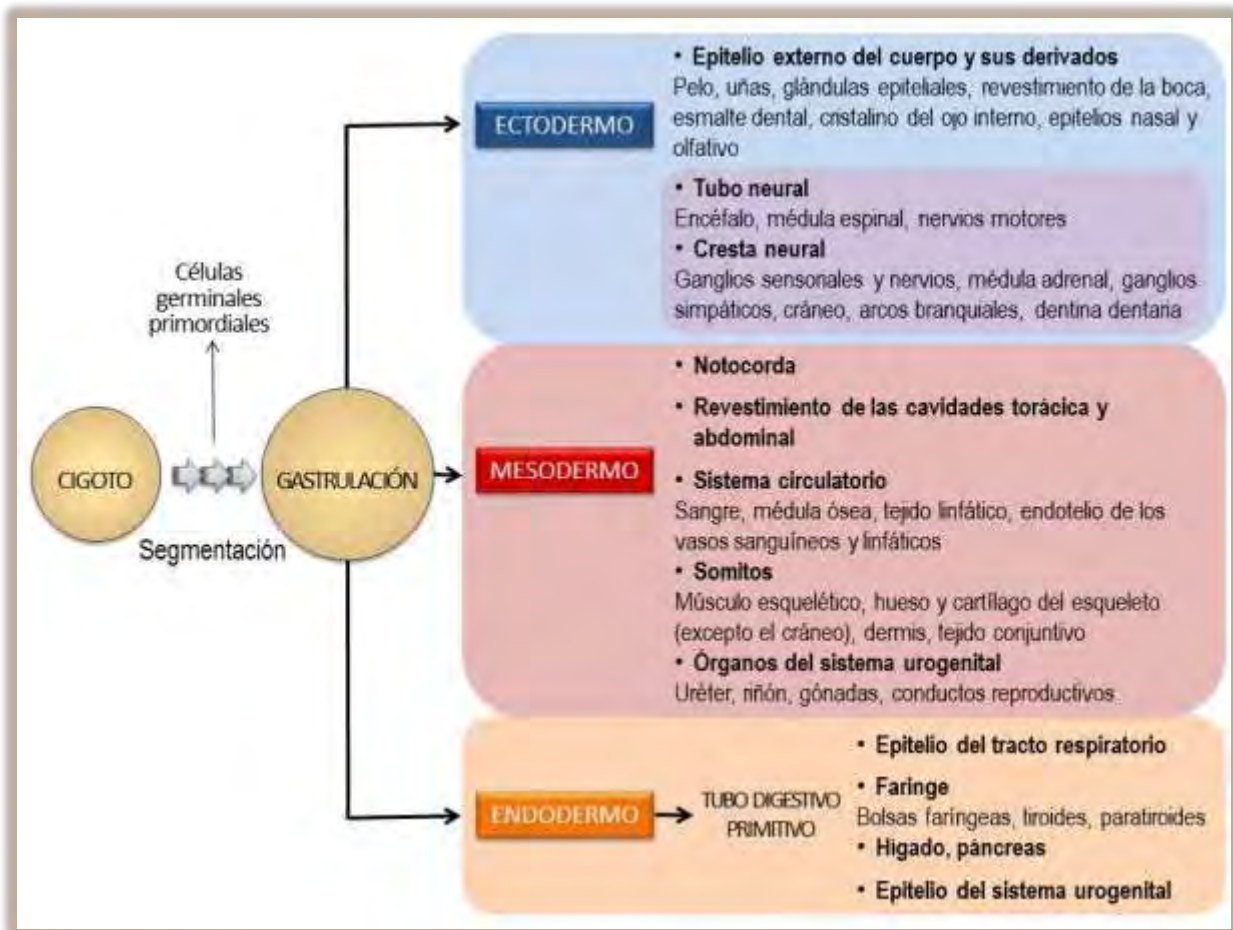


Figura 6. Derivados de las capas embrionarias en los mamíferos. Fuente: Modificado de Hickman *et al.* (2006).

Este tipo simple de gastrulación se da en el embrión de la estrella de mar y otros equinodermos. Sin embargo, en el embrión de los anfibios, por ejemplo, las grandes células llenas de vitelo en el hemisferio vegetativo de la blástula, obstruyen cualquier movimiento de invaginación en el polo vegetal. Al contrario, las células del hemisferio animal descienden inicialmente por la superficie del embrión y luego se hunden hacia el

interior, al perder sus conexiones restantes con otras células de la superficie del embrión. El resultado es un arquenterón formado y revestido por células que se han invaginado desde la superficie, dejando una ranura estrecha al principio que gradualmente se expande en el extremo anterior del embrión, y reduce de tamaño el blastocele de manera progresiva hasta obliterarse con el tiempo.

Los Genes Homeobox (*Hox*) en el Desarrollo Animal

La biología del desarrollo ha sido un área de investigación importante durante muchos años, y los biólogos han dedicado un tiempo considerable al estudio del desarrollo en animales invertebrados y vertebrados. Al estudiar los patrones de morfogénesis en diferentes especies, los investigadores han identificado tanto similitudes como diferencias en el plan básico del desarrollo de un organismo desde el cigoto hasta su forma adulta en especies que van del erizo de mar hasta diferentes mamíferos.

Desde principios del siglo XIX, los zoólogos han observado que diversos animales, desde los muy simples hasta los más complejos, comparten una morfología y desarrollo embrionario similar, aun cuando son tan diferentes en el estado adulto (Hoecker, 1980). Se preguntaban qué dictaba la dirección del desarrollo que tomaría un embrión de mosca, rana, ratón o humano. Así, en la década de 1990, investigaciones realizadas con el nemátodo *Caenorhabditis elegans* permitieron descubrir pequeñas moléculas ARN que interfieren en la expresión de genes o en la transcripción de sus ARN, denominadas ARN de interferencia (ARNi). Un modo en el que estas moléculas de ARNi actúan es silenciando la expresión de los genes mediante secuencia de ARN complementarias al ARN mensajero (ARNm) que causan su degradación selectiva, impidiendo su traducción a proteínas. El uso experimental de ARNi permite desactivar la expresión de un gen específico de un organismo durante su desarrollo, deduciéndose así el propósito del gen (Fire *et al.*, 1998; Montgomery *et al.*, 1998).

Dentro de esta línea de investigación, en 1999 se publicó la versión 1 de la secuenciación del genoma de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), que incluyó aproximadamente 13.676 genes codificantes de proteínas, donde al menos 1.124 de estos son esenciales para el desarrollo embrionario (Celniker y Rubin, 2003; Solomon *et al.*, 2013). Una clase particular de estos genes, denominados genes homeóticos, determinan el plan de desarrollo de cada segmento corporal del animal y codifican factores de transcripción, así como algunos otros genes también implicados en el desarrollo animal, tales como los genes de efecto materno o los genes de segmentación.

El análisis de las secuencias de ADN de varios genes homeóticos, muestra cortas secuencias de ADN, de aproximadamente 180 pares de bases, llamadas homeobox. Los genes animales que contienen secuencias homeobox se denominan específicamente genes *Hox*. Este grupo de genes se encuentra en todos los fila de animales (excepto en las esponjas) y es responsable de determinar el plan general del cuerpo, así como el número de segmentos corporales de un animal, el número y la colocación de apéndices y la

direccionalidad de la cabeza y la cola del animal. Lo que hace que los genes *Hox* sean tan eficaces es que sirven como genes de control maestro que pueden activar o desactivar grandes cantidades de otros genes, codificando factores de transcripción que controlan la expresión de esos genes.

En el reino animal, los genes *Hox* son homólogos, es decir, las secuencias genéticas de los genes *Hox* y sus posiciones en los cromosomas son notablemente similares en la mayoría de los animales debido a la presencia en un ancestro común (Figura 7). Una de las contribuciones al aumento de la complejidad del cuerpo animal es que los genes *Hox* han sufrido al menos dos eventos de duplicación durante la evolución animal, y los genes adicionales han permitido que evolucionen tipos de cuerpos más complejos (Celniker y Rubin, 2003; Solomon *et al.*, 2013).

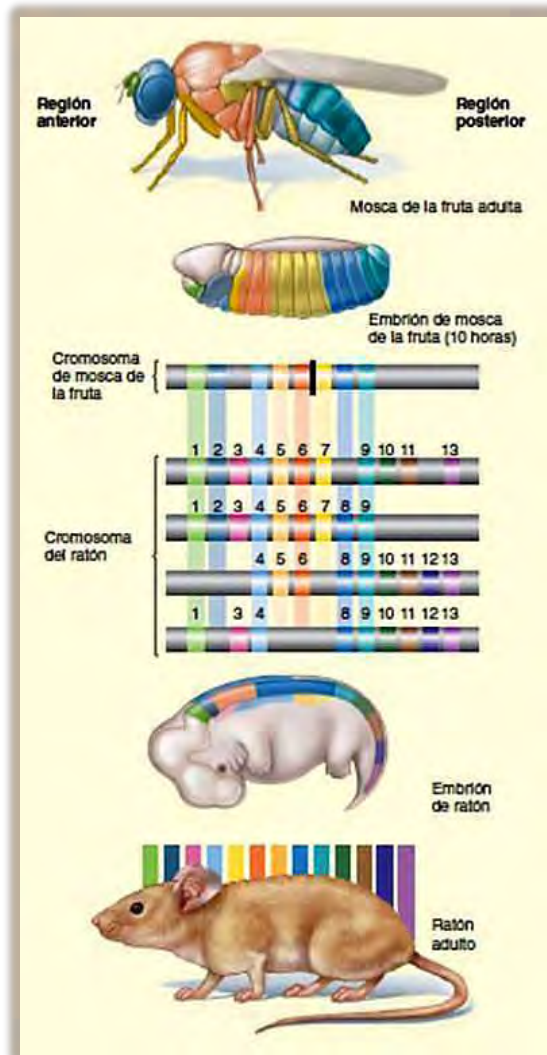


Figura 7. Grupos de genes *Hox*. En cada organismo, la secuencia lineal de este desarrollo de genes (bandas codificadas por color) en el (los) cromosoma(s) refleja su orden espacial de expresión en el embrión. Fuente: Solomon *et al.* (2013).

PATRONES DE ORGANIZACIÓN

La Simetría Corporal

Los animales se pueden clasificar según la simetría corporal, es decir, de acuerdo a la disposición de las estructuras corporales respecto de algún eje del cuerpo. Las esponjas tienen una notable variedad de formas aun cuando la mayoría son asimétricas (Figura 8A), de manera que al trazar un corte a la mitad, las dos mitades tenderán a no ser similares entre sí. Por otra parte, casi todos los demás animales presentan simetría radial o bilateral. Un organismo con simetría radial tiene una orientación longitudinal arriba-abajo, tanto así que cualquier plano cortado a lo largo de este eje produce dos mitades corporales similares. Un ejemplo de un organismo con simetría radial es una anémona de mar (Figura 8B); su simetría radial permite al animal recibir estímulos desde todas las direcciones en el ambiente.

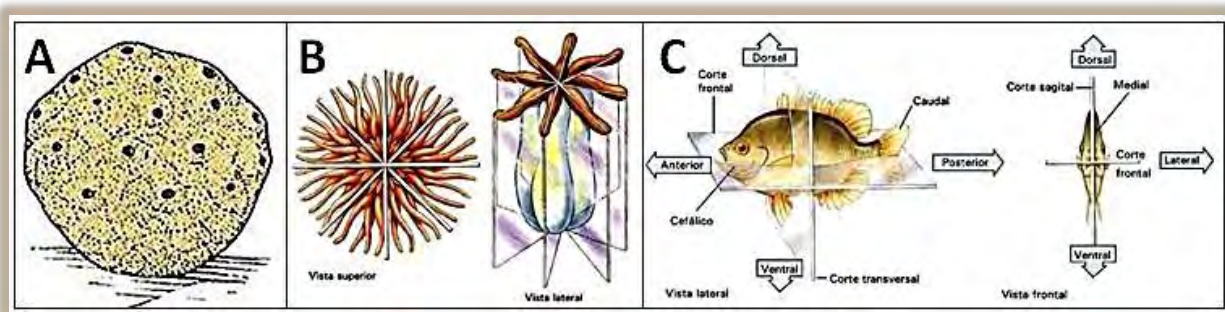


Figura 8. Tipos de simetría corporal presentes en los animales: **(A)** la esponja es asimétrica, no tiene planos de simetría; **(B)** la anémona de mar tiene simetría radial con múltiples planos de simetría; y **(C)** el pez tiene simetría bilateral con un plano de simetría. Fuente: Modificado de: Solomon *et al.* (2013).

En cambio, en la simetría bilateral el cuerpo del animal solo puede ser dividido por un único plano vertical para formar dos mitades similares, esto es, un corte sagital que pasa por la línea media del cuerpo para obtener los mediales derecho e izquierdo, más o menos equivalentes (Figura 8C). Es de considerar que la simetría bilateral es una "innovación clave", ecológicamente asociada con una transición evolutiva de animales estacionarios o planctónicos a excavadores y nadadores activos respectivamente (Finnerty *et al.*, 2004).

En los animales con simetría bilateral también se pueden definir otros planos para localizar las estructuras corporales. El extremo anterior del cuerpo suele ser donde se encuentra la cabeza (cefálico), donde se concentra el sistema nervioso y los órganos de los sentidos, y el extremo posterior correspondiente al lado opuesto, que puede estar provisto de una cola (caudal) para la movilización por natación, o solo dar continuidad al resto del cuerpo. Generalmente la cabeza es el extremo que enfrenta al ambiente mientras el animal se desplaza. También se tienen otros planos, el superior dorsal o espalda y el inferior o ventral. Los beneficios ecoevolutivos de la simetría bilateral son evidentes: la asociación con el sistema nervioso permite dirigir el desplazamiento en función de la depredación, así como aumentar o disminuir la velocidad del desplazamiento.

Las Capas Embrionarias de Tejido

La embriogénesis permite observar las características comunes en los mecanismos del desarrollo de los organismos. Todos los animales comienzan como cigoto y todos pasan por diversos estados subsecuentes de división mitótica, hasta originar una blástula, y en todos los animales (excepto en las esponjas) el desarrollo continúa hasta formar una o dos capas embrionarias adicionales, llamadas capas germinales. Cada capa se convierte en un conjunto específico de tejidos y órganos, hasta producir todas las estructuras corporales del individuo adulto. Como se mencionó anteriormente, la capa externa o ectodermo da origen a la cubierta externa del cuerpo y al sistema nervioso (si el animal lo posee), la capa interna o endodermo reviste el tubo digestivo y otros órganos del mismo aparato, y la capa media o mesodermo da origen a la mayor parte de las otras estructuras corporales, incluyendo músculos, huesos y sistema circulatorio, cuando están presentes.

Los animales con simetría radial (cnidarios y ctenoforos) solo desarrollan dos capas germinales, el ectodermo y el endodermo, y se conocen como diploblásticos (Figura 9A). El blastoporo es el orificio que queda delimitado al producirse la gastrulación, etapa del desarrollo embrionario que se forma por la invaginación de un hemisferio de la blástula. Todos los demás eumetazoos con simetría bilateral desarrollan una capa intermedia, el mesodermo, y son llamados triploblásticos (Figura 9B).

Los animales triploblásticos se organizan en varios subgrupos basados en la presencia o ausencia de una cavidad interna del cuerpo derivada del mesodermo y, para aquellos que la poseen, el tipo de cavidad corporal presente. Esta cavidad, con revestimiento epitelial, es un espacio lleno de líquido llamado celoma (G. *koîlos*, “hueco” + *-oma*), que se encuentra entre el sistema digestivo y la pared del cuerpo.

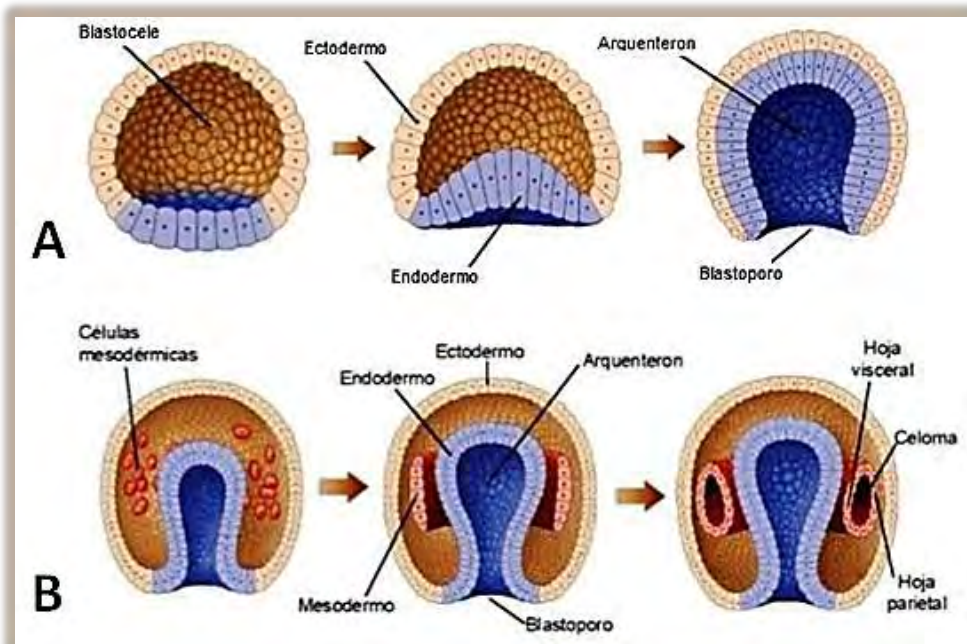


Figura 9. Formación de una blástula en una gástrula (de izquierda a derecha). **(A)** Animales diploblásticos donde la gástrula tiene dos capas: una externa, que rodea al blastocelo, llamada ectodermo, y otra, interna, que tapiza el tubo digestivo, el endodermo. **(B)** Los animales triploblásticos tienen una capa embrionaria más, el mesodermo, que se sitúa entre el ectodermo y el endodermo.

Fuente: Modificado de <https://tropicalgardenbungalow.com/las-tres-hojas-embrionarias-k.html>

Presencia o Ausencia de un Celoma

La generación evolutiva del celoma ha resultado ser de mucho beneficio funcional para los animales al proporcionar más espacio para el desarrollo de órganos; más área superficial para la difusión de gases y nutrientes dentro y fuera de los órganos; más área para almacenamiento; a menudo actúa como esqueleto hidrostático; provee un medio para la eliminación de desechos corporales y productos de la reproducción; y, por último, facilita el aumento del tamaño del cuerpo.

Los animales triploblásticos que no desarrollan un celoma se llaman acelomados, y la región del mesodermo está completamente llena de tejido (Figura 10A). Las planarias, duelas y tenias (conocidos como gusanos planos) son ejemplos de animales acelomados. Los animales con una verdadera cavidad interna, que surge completamente dentro de la capa germinal del mesodermo, se llaman celomados (o eucelomados) (Figura 10B). Las lombrices de tierra, caracoles, insectos, estrellas de mar y los vertebrados son todos

celomados. Un tercer grupo de triploblásticos, llamados pseudocelomados, posee una cavidad corporal derivada en parte del mesodermo y en parte del endodermo. Los nematodos, junto con una diversa variedad de otros organismos llamados gusanos redondos (nematodos y nematelmintos), son ejemplos de pseudocelomados (Figura 10C).

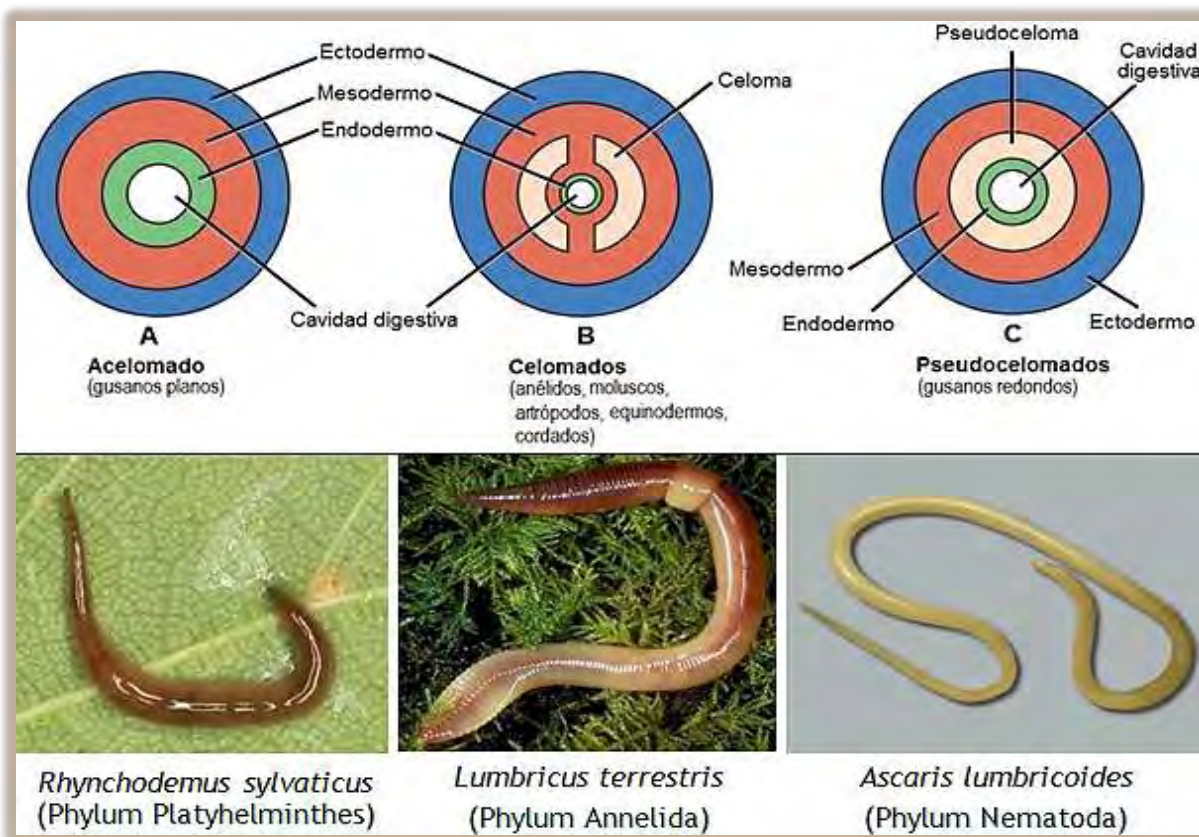


Figura 10. Los animales triploblásticos tienen tejidos derivados del ectodermo, mesodermo y endodermo. (A) Esquema acelomado, (B) Esquema celomado y (C) Esquema pseudocelomado. Los celomados tienen una cavidad corporal dentro del mesodermo, llamada celoma, revestida con tejido mesodérmico. Los pseudocelomados tienen una cavidad corporal similar, pero con la ausencia de revestimiento mesodérmico en la cavidad digestiva. Fuente: Modificado de Miller y Harley (2016).

Prostomados y Deuterostomados

Los animales celomados triblásticos bilateralmente simétricos están constituidos por dos líneas evolutivas principales: prostomados y deuterostomados, que se diferencian básicamente en su desarrollo embrionario temprano, incluidos los patrones de

segmentación y el método de formación del celoma (Figura 11). Los protostomados comprenden a moluscos, anélidos y artrópodos, entre otros, mientras que los deuterostomados incluyen a equinodermos, hemicordados y cordados.

Los protostomados (G. *prōto*, "primero" + *stoma*, "boca") son animales que se caracterizan porque la boca del organismo adulto deriva del blastoporo embrionario (de ahí proviene su nombre) (Figura 11d). Otra característica es el patrón de segmentaciones tempranas del cigoto tipo espiral, donde el huso mitótico está orientado oblicuamente al eje del cigoto. Esta orientación produce un embrión de ocho células en el que las superiores están fuera de línea con las células inferiores (Figura 11a). Una tercera característica es que la segmentación temprana es determinada, lo que significa que los blastómeros tienen su destino ya definitivo desde el momento de su formación, esto es, si se separan los blastómeros de un embrión en estado de dos células, ninguno de ellos se convertirá en un organismo completo, sino que dará lugar a media larva. Otra particularidad es la manera en que se forma el celoma, es decir, el mesodermo se escinde, y la segmentación se ensancha para formar una cavidad que se convierte en el celoma (Figura 11e). Este mecanismo de formación del celoma se conoce como esquizocelia y debido a ello, estos protostomados a menudo se denominan esquizocelomados. Muchos protostomados también tienen una larva en forma de trompo o peonza, llamada trocófora (Figura 11f) (Miller y Harley, 2016).

En los deuterostomados (G. *deuteroc*, segunda + *stoma*, "boca"), el blastoporo se transforma en el ano, la abertura que se convierte en la boca del organismo adulto se forma luego en el desarrollo (Figura 11j). El patrón de segmentaciones tempranas del cigoto es radial, donde el huso mitótico está orientado perpendicular al eje del cigoto, dando como resultado células embrionarias directamente unas sobre las otras (Figura 11g). Por otra parte, la segmentación es indeterminada, lo que significa que los blastómeros son igualmente potentes y el óvulo tiene la suficiente plasticidad para regular el desarrollo cuando el embrión sufre daños. Si se separan los primeros dos o cuatro blastómeros, cada uno de ellos continuaria su división para formar una diminuta blástula, que pudiera seguir su desarrollo para originar una pequeña larva completa. En muchos deuterostomos, el mesodermo se forma como evaginaciones del intestino en desarrollo, que con el tiempo se separan y forman sacos. La cavidad de dichos sacos se convierte en el celoma (Figura 11i). Este mecanismo se denomina enterocelia y, por ello, estos animales se conocen como enterocelomados. No existe un tipo único de etapa larval de deuterostomados (Miller y Harley, 2016).

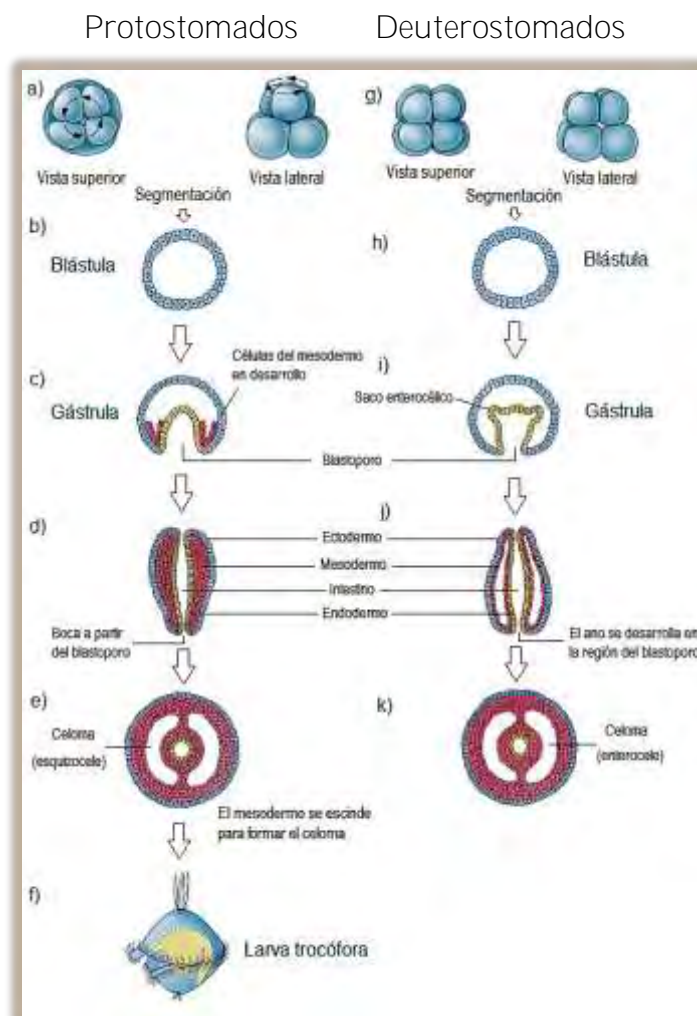


Figura 11. Formación del celoma en los dos grupos de animales celomados: Protostomados y Deuterostomados. **(a)** Segmentación espiral característica de los protostomados. **(b)** Blástula de un protostomado. **(c)** Gástrula mostrando el desarrollo del mesodermo que se separa a cada lado del intestino embrionario. **(d)** Formación de la boca a partir del blastoporo. **(e)** Formación del celoma por esquizocelia, donde el mesodermo se escinde y la segmentación se ensancha para formar el celoma. **(f)** Larva trocófora distintiva de muchos protostomados. **(g)** Segmentación radial característica de los deuterostomados. **(h)** Blástula de un deuterostomado. **(i)** Gástrula mostrando el desarrollo del mesodermo por evaginaciones a partir del intestino. **(j)** Formación del ano a partir del blastoporo, la abertura que se convierte en la boca se forma después en el desarrollo. **(k)** Formación del celoma por enterocelia, donde las evaginaciones del mesodermo se separan y forman sacos cuyas cavidades se convierten en el celoma.
Fuente: Modificado de Miller y Harley (2016).

ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LOS ANIMALES

El más universal atributo de los animales es su condición de ser depredadores. Todos los animales son depredadores sin excepción. La depredación surge de la condición fisiológica-bioquímica de tener un metabolismo extracelular, condición que determina la evolución de un sistema digestivo complejo donde resalta, sin duda, la dualidad de tener boca y ano, lo que, a su vez, determina una de las grandes categorías taxonómicas de los animales como es ser protostomado o deuterostomado, de acuerdo con el origen del ano.

La depredación es una interrelación ecológica entre miembros de poblaciones de su mismo reino o con miembros de poblaciones de otros reinos. En la medida que esta relación es amplia, los animales se mantienen como generalistas en su alimentación, denominados eurifágicos, mientras que en la medida que existan requisitos alimentarios más particulares, los animales tienden a hacerse especialistas, denominados estenofágicos.

La depredación más usual se desarrolla hacia miembros del reino de las plantas. Cuando la acción es orientada a múltiples categorías taxonómicas o ecológicas, se señala a los animales consumidores como herbívoros generalistas. Dentro de la categoría de herbivoría también existe especialización, orientando su preferencia alimentaria hacia hojas (folívoros), frutos (frugívoros), néctar (nectarívoros), polen (polinívoros) (Figura 12B), o semillas (granívoros), entre otros. Muchos de los herbívoros realizan la descomposición de las sustancias vegetales, principalmente la celulosa, con ayuda de miembros de poblaciones del reino de las bacterias.

Otro tipo de depredación muy frecuente se ejerce sobre miembros del reino animal, conocido en general como carnivoría (Figura 12A), pero también hay especialización hacia la captura de grupos animales en particular. En todo caso el consumo va dirigido a la masa muscular, órganos y grasa de los animales, generalmente desechando los esqueletos internos o externos, o parte de las pieles, caparazones u otros medios de protección individual, tanto de invertebrados como de vertebrados, que son pobres en nutrientes o difíciles de aprovechar por la especie depredadora. La carnivoría también alcanza grados de especialización al punto de capturar sólo miembros de una sola categoría taxonómica, como aquellos que consumen sólo peces (piscívoros), hormigas (formicívoros) (Figura 12D), o ingieren sólo un tipo de productos como huevos o escamas. Un tipo particular de especialización extrema lo constituyen aquellos animales que ingieren sangre (hematófagos) (Figura 12E). Existen hematófagos en una interrelación vertebrado-vertebrado, como algunas especies de murciélagos y de peces, e invertebrado-vertebrado, como diversas especies de dípteros, hemípteros, ácaros y otros. Múltiples animales se comportan de manera extremadamente generalistas al punto de consumir en cada bocado a miembros de varios reinos a la vez, como son los animales filtradores. Los filtradores pueden ser tanto vertebrados (aves, mamíferos) como invertebrados (esponjas, bivalvos, algunos ofiuroideos, etc.) (Figura 12F).

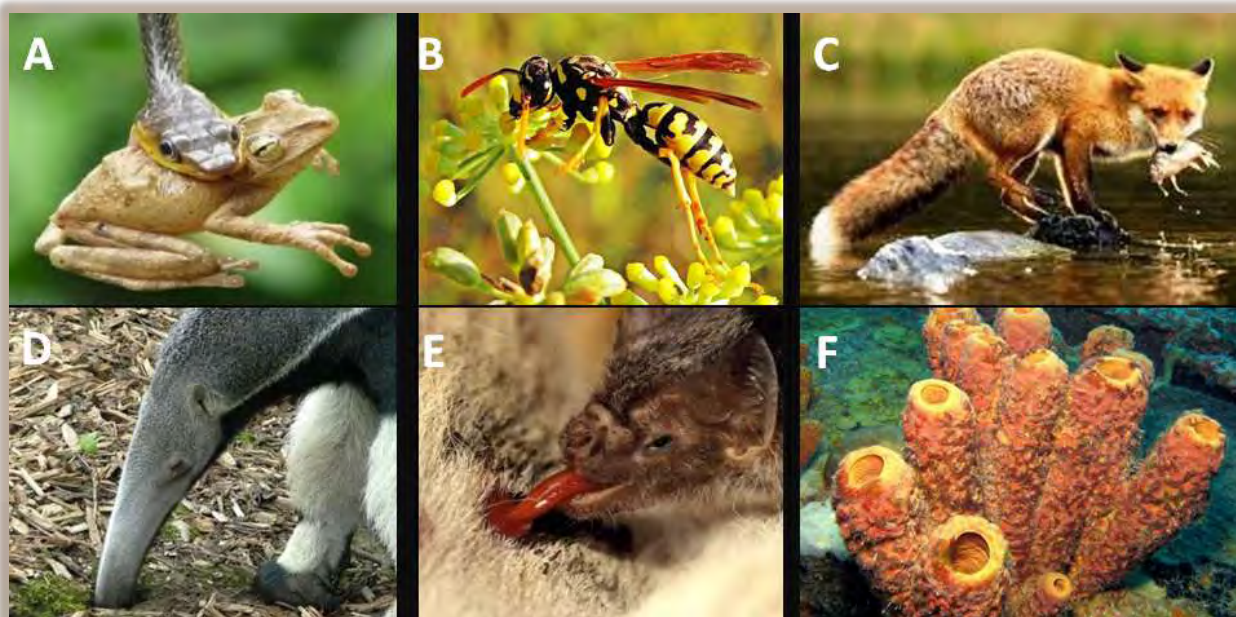


Figura 12. Todos los animales son depredadores, entre ellos:
(A) Animales que ingieren otros animales (carnívoros).
 Fuente: <https://www.youtube.com/watch?v=aIOEOYnGEOA>
(B) Animales que ingieren plantas (herbívoros).
 Fuente: <https://www.istockphoto.com/es/fotos/avispa-en-la-flor>
(C) Animales que ingieren ambas fuentes de alimento (omnívoros)
 Fuente: <https://humanidades.com/zorro/>
(D) Animales que ingieren otros animales, pero solo miembros de una sola categoría taxonómica (Ej. hormigas: formicívoros).
 Fuente: https://t1.ea.ltmcdn.com/es/images/9/2/6/img_alimentacion_del_oso_hormiguero_20629_paso_0_600.jpg
(E) Animales que ingieren sangre (hematófagos).
 Fuente: https://i2.esmas.com/galerias/fotos/2012/10/_fotos-de-animales-misteriosos-4-965e257c-7109-1030-b9c3-0019b9d5c8df.jpg
(F) Animales filtradores.
 Fuente: <https://i.pinimg.com/originals/d9/a0/25/d9a025808ce4a6f4c59d20d6e87928de.jpg>

Cada grado de especialización del depredador está acompañado de un ajuste evolutivo de la anatomía tanto bucal o craneana, como digestiva; o bien se acompaña de un ajuste fisiológico, como la generación de venenos, o un mejor desarrollo del olfato, de la visión, o de la velocidad. A su vez, existe una contrapartida, que hace que las presas desarrollen capacidades de ajuste evolutivo a la circunstancia depredador-presa, que permite la coexistencia de ambas especies. Como consecuencia, el permanente accionar depredador

se convierte en una poderosa fuerza orientadora de la evolución de las presas; de modo que los animales en su conjunto se convierten en sus propios estímulos evolutivos, así como sobre los miembros de otros reinos, pero principalmente del reino de las plantas principalmente. De no existir estos ajustes, los procesos de extinciones poblacionales y de especies serían más frecuentes y catastróficos que lo observado hoy en día. Esta coevolución entre las poblaciones de las presas y de los depredadores se ha dado a lo largo de las épocas geológicas y persistirá por eras.

No se puede dejar de mencionar que existen niveles sorprendentes de estas interrelaciones presa-depredador como es la asociación entre la babosa de mar *Elysia chlorotica* y su presa, el alga heteroconta *Vaucheria litorea*, donde *E. chlorotica* succiona los cloroplastos de las células del alga, los alberga en el citosol de las células que recubren su tracto digestivo y completa su ciclo de vida fotoautotróficamente (sin ingesta adicional de fuentes de alimentos orgánicos), manteniendo los plástidos en un estado fotosintéticamente activo hasta 10-12 meses en ausencia de ingesta de algas (Pelletreau *et al.*, 2011) (Figura 13). Esta aparente simbiosis se conoce como relación cleptoplástica (es decir, "*plastidio robado*"). Los cloroplastos capturados se mantienen en funcionamiento hasta 14 meses, en condiciones de laboratorio.

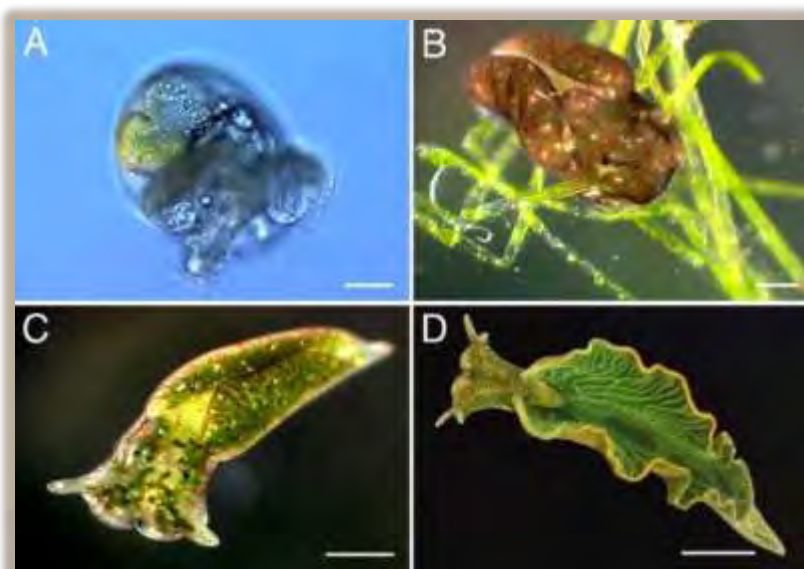


Figura 13. Cultivo en laboratorio de *Elysia chlorotica*. (A) Larva veliger mostrando coloración verde en el digestivo debido a la alimentación planctónica. (B) Individuo juvenil metamorfoseado alimentándose por primera vez con el alga *Vaucheria litorea*. (C) Individuo adulto joven, cinco días después de la primera alimentación. (D) Individuo adulto. A medida que las babosas marinas se desarrollan y crecen, los divertículos digestivos en expansión extienden los plástidos por todo el cuerpo del molusco, produciendo una coloración verde uniforme. Fuente: Rumpho *et al.* (2008).

Dado que muchos componentes de la maquinaria fotosintética tienen altas tasas de renovación, y deben ser reemplazados con frecuencia por proteínas recién sintetizadas, se han considerado varias explicaciones potenciales para la longevidad del cleptoplasto en la babosa.

Una de ellas es la posible existencia de un genoma de plástidos de *V. litorea* genéticamente autónomo, es decir, un genoma que puede recuperar, a través de la **transferencia horizontal de genes (HGT, por sus siglas en inglés “horizontal gene transfer”)** desde el núcleo de las algas hasta el animal, genes críticos que codifican proteínas plástidas involucradas en la fotosíntesis. Esto se conoce como autonomía genómica (Weber y Osteryoung, 2010). La HGT respalda la función de los plástidos a largo plazo, atribuyendo esta relación única a las características físicas de los plástidos del alga, y a la morfología y el entorno celular del animal que protegen física y bioquímicamente los plástidos (Pelletreau *et al.*, 2011).

Pelletreau *et al.* (2011) señalan que, en contraste con *E. chlorotica*, algunos invertebrados acuáticos (p. ej. corales, almejas, gusanos, tunicados) y la salamandra manchada (*Ambystoma maculatum*) deben su capacidad fotosintética a la retención de algas unicelulares intactas.

COMPORTAMIENTO ANIMAL

El comportamiento de un animal es su respuesta habitual a algún estímulo concreto, ya sea del ambiente interno o externo, para solucionar los desafíos fundamentales de la supervivencia y la reproducción. Los pioneros en el estudio científico del comportamiento de los animales, particularmente en condiciones naturales, llamado etología, fueron Karl von Frisch, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen, quienes se interesaron en el desarrollo del comportamiento de los animales, que lo consideraban independiente del aprendizaje (Maier, 2001).

Los científicos se sienten motivados por el estudio del comportamiento animal por diversas razones; el campo es extremadamente amplio, desde la investigación sobre la conducta trófica y defensa antidepredatoria hasta sistemas de apareamiento y organizaciones sociales. Muchos estudian el comportamiento animal porque puede ayudar a entender mejor el comportamiento humano y los mecanismos que influyen sobre él. Por ejemplo, la investigación sobre primates no humanos continúa ofreciendo perspectivas valiosas sobre las causas y la evolución de las acciones humanas individuales, sociales y reproductivas. El comprender por qué algunas especies de animales ayudan a otras a costa de su propia supervivencia y reproducción, no solo proporciona una idea de su comportamiento, sino que también ayuda a comprender los fundamentos de las ideas **altruistas y de sacrificio de la especie humana... ¡cuando ellas existen!**

Asimismo, entender el comportamiento de los animales puede contribuir a mitigar problemas ambientales y de conservación, como evaluar la calidad ambiental, la supervivencia de especies amenazadas o en peligro de extinción, y plantear reservas naturales o áreas naturales protegidas.

Evolución, Adaptación y Comportamiento

En 1948, el etólogo John P. Scott utilizó el término sociobiología en una conferencia sobre genética y comportamiento social, pero fue Edward W. Wilson, veintisiete años después, quien introdujo el término para referirse a la adopción de un enfoque evolutivo para entender el comportamiento social de los animales (Wilson, 1975). En este sentido, la sociobiología nació como un intento de ampliar el concepto de selección natural a los sistemas sociales y a la conducta social de los animales, incluidos los seres humanos, lo que desencadenó una gran polémica. Esto generó que los científicos sociales, interesados en la evolución del comportamiento humano, se inclinaron por la psicología evolutiva, poniendo énfasis en el complejo entramado de interacciones entre los factores genéticos y los ambientales, como determinantes básicos del comportamiento animal (sobre todo en los primates). Sin embargo, hoy día la controversia continúa entre los científicos de utilizar o no los principios evolutivos para explicar el comportamiento humano.

La teoría de la evolución, mediante la selección natural, propuesta y desarrollada por Charles Darwin en 1859, resultó muy atractiva para aplicar sus principios al estudio del comportamiento animal (Maier, 2001). La teoría darwiniana señala tres condiciones relevantes de acuerdo a la selección natural. Primero, que existe variabilidad en los rasgos que presentan los animales (y los demás organismos vivos), principalmente en los que se reproducen sexualmente. Segundo, que por lo menos algunos aspectos de esos rasgos son hereditarios. Tercero, que los animales tienen más hijos (y/o huevos) que los que terminan sobreviviendo, un hecho basado en el aumento de la presión demográfica con motivo del incremento de la tasa de natalidad, situación que planteó Thomas Malthus en 1798. Darwin dedujo con lógica que los animales difieren en cuanto a su eficacia biológica, es decir, algunos organismos tienen más probabilidad de sobrevivir y reproducirse que otros, y a su vez, de transmitir a las generaciones posteriores los rasgos que favorecen la sobrevivencia y la eficacia reproductora. Con el tiempo, estos rasgos promedio de una población experimentan cambios, particularmente cuando las condiciones favorecen dichos caracteres (Maier, 2001),

A partir de estas tres condiciones, Darwin propuso que los animales difieren en la eficacia biológica, esto es, que algunos individuos tienen más probabilidad de sobrevivir y reproducirse que otros. Se debe señalar que el hecho de sobrevivir, en sí mismo, no contribuye a la eficacia biológica de un animal que no se reproduce; ya que, desde el punto de vista biológico, un animal eficaz es aquel que deja una cantidad relativamente importante de descendencia que no sólo sobreviva, sino también que tenga éxito en atraer a los individuos de sexo contrario, aparearse y reproducirse (Maier, 2001). En este

sentido, la eficacia biológica adquiere diferente significado en función del animal que se considere. Por ejemplo, la eficacia biológica para un conejo puede significar la capacidad de escapar de los depredadores y de reproducirse a una tasa elevada; no obstante, para los grandes primates la eficacia biológica puede significar salir victoriosos de los enfrentamientos con sus adversarios e invertir gran cantidad de tiempo y energía en sacar adelante una cantidad reducida de hijos. Pero, al final el resultado es el mismo: que sobreviva la mayor cantidad posible de descendientes capaces de reproducirse.

El comportamiento en el reino animal es tan diverso como la estructura biológica, y tan característico de la especie como su anatomía o fisiología. Es producto de la selección natural de fenotipos, e indirectamente de los genotipos que codifican tales fenotipos. El comportamiento de un animal es un conjunto de adaptaciones que lo preparan para sobrevivir y reproducirse en un ambiente particular.

Darwin utilizó el término adaptación para definir un rasgo hereditario o disposición en el comportamiento de las especies que, de algún modo, permitiría incrementar la eficacia biológica de los organismos que lo presentan. Es decir, las estructuras o conductas adaptativas son aquellas que proporcionan mayor eficacia biológica que los rasgos que compiten con ellas en un medio dado. Estas adaptaciones suelen ser el resultado de una serie de pequeños cambios dados a partir de estructuras y/o comportamientos previamente existentes, por lo que distintos animales presentarían adaptaciones diversas como respuesta al mismo tipo de estímulo, ya que el punto de partida resulta ser diferente (Maier, 2001).

A primera vista, un científico evolucionista se podría plantear que todos los rasgos tienen que ser adaptativos, o no habrían evolucionado. Sin embargo, la existencia de rasgos rudimentarios en los animales se puede atribuir a los cambios en el entorno y a los patrones de comportamiento del organismo en sí, que fue adaptativo en algún momento de la historia evolutiva de la especie, y dejó de ser útil o ventajoso, y no presenta efecto perjudicial alguno. Por ejemplo, la *plica semilunaris* de los seres humanos se considera un residuo vestigial de la membrana nictitante (el tercer párpado) presente en otros animales como aves, reptiles y peces (Figura 14C-E), pero es poco frecuente en los mamíferos. Se trata de un pliegue pequeño de la conjuntiva en el canto interno del ojo que funciona durante el movimiento de los ojos (Figura 14A). Ayuda a mantener el drenaje lagrimal a través del saco lagrimal, y permite una mayor rotación del globo ocular, ya que, sin la *plica*, la conjuntiva se uniría directamente al globo ocular restringiendo el movimiento. Sus músculos asociados también son vestigiales, por lo tanto, los movimientos oculares no están restringidos por ella. Sólo se conoce una especie de primate estrepsirrino, el poto de Calabar (*Arctocebus calabarensis*), que tiene esta estructura con pleno funcionamiento como membrana nictitante (Figura 14B).

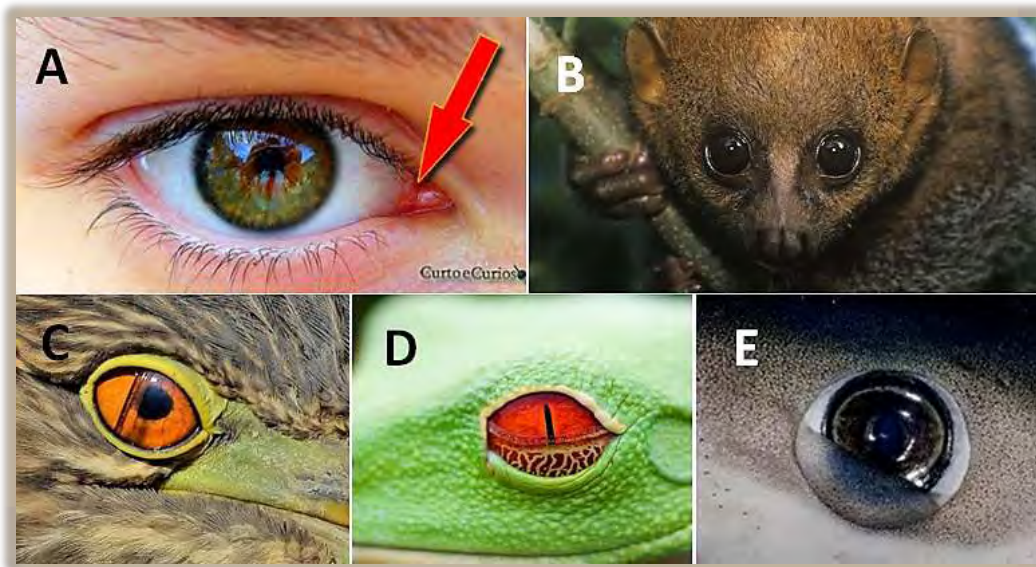


Figura 14. La membrana nictitante en animales vertebrados. **(A)** *plica semilunaris* vestigial en un humano (flecha roja). **(B)** Poto de Calabar, único primate conocido con esta estructura funcional. **(C)** ojo de un ave. **(D)** ojo de un lagarto. **(E)** ojo de un tiburón azul. Fuentes:
<https://amazing.zone/es/la-membrana-nictitante-tercer-parpado-de-algunos-animales;>
<https://www.istockphoto.com/es/fotos/membrana-nictitante?sort=mostpopularymediatype=photographyyphrase=membrana%20nictitante>

Por otra parte, el paleontólogo Stephen J. Gould y el genetista Richard C. Lewontin han sido críticos de las posturas darwinistas y neodarwinistas, que identifican todos los rasgos de los organismos como adaptaciones. Para ellos, no todos los caracteres de los individuos resultan adaptativos. En su artículo *“The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme”* publicado en 1979, Gould y Lewontin planteaban un nuevo enfoque (Gould, 1997). El término spandrel -en castellano, enjuta- es una palabra utilizada por los arquitectos para designar el espacio existente entre dos arcos y la superficie horizontal situada sobre ellos (Figura 15A-B). Este espacio es un lugar idóneo para poner mosaicos o pinturas, y hay enjutas con ornamentos de una gran belleza (15C). No obstante, no están ahí como fin en sí mismas, sino que han surgido como el subproducto inevitable del uso de arcos y rectas. Estos autores mantienen que los organismos portan numerosas enjutas, y argumentan que muchos procesos evolutivos son de esta clase: algunos rasgos surgen como un efecto colateral de otro cambio, pero acaban siendo útiles. Es decir, muchos rasgos carecen de un fin adaptativo y, por el contrario, pueden simplemente reflejar las constricciones estructurales impuestas por el desarrollo del organismo o por su historia evolutiva.

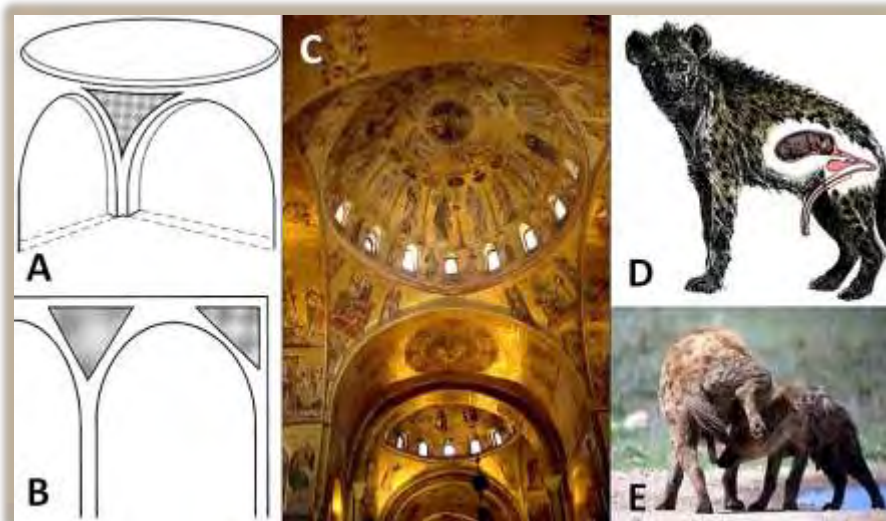


Figura 15. Las enjutas de San Marcos de Gould y Lewontin (1979). **(A)** Una enjuta tridimensional formada como un espacio triangular donde una cúpula redonda se encuentra con dos arcos redondeados en ángulo recto. **(B)** Enjutas bidimensionales clásicas necesariamente triangulares entre arcos redondeados y el marco rectangular de paredes y techos circundantes. **(C)** Fotografía de la Basílica de San Marcos, Venecia, con las enjutas decoradas con mosaicos. **(D)** Ilustración que muestra el distintivo aparato reproductor de una hembra de la hiena moteada. Fuente: <https://www.xatakaciencia.com/biologia/los-genitales-de-la-hiena-moteada>. **(E)** La vida social de las hienas implica saludarse cuando se encuentran con inspección mutua de los genitales externos. Fuente: <https://marcianosmx.com/7-especies-hembras-dominan-sexo/>

El ejemplo que utilizan Gould y Lewontin (1979) para explicar lo anterior es el de las hienas moteadas *Crocuta crocuta* (Hyaenidae), que habitan en África. Las hembras de esta especie tienen órganos genitales externos que mimetizan los órganos genitales masculinos, es decir, el clítoris es tan grande como un pene y los labios mayores están soldados de modo que el conjunto tiene el aspecto de bolsa (Figura 15D). La explicación dada señala que se trata de una adaptación a la vida social de las hienas, las cuales, cuando se encuentran, proceden a saludarse con inspección mutua de los genitales externos (15E). Los biólogos "adaptacionistas" manifiestan que esta ceremonia es necesaria para evitar conflictos entre individuos que por un momento se desplazan juntos. Así, los órganos genitales de las hembras habrían tomado la morfología masculina para servir de signo de reconocimiento social en el proceso de la ceremonia de salutación. En esta explicación de la masculinización de los genitales en la hiena, se parte de la función (supuesta) del órgano tal como aparece (aparentemente) en la biología animal, y se termina concluyendo que el órgano ha sido modelado para cumplir tal función: la vulva se habría masculinizado con el fin de posibilitar el comportamiento de salutación social (Gould, 1997).

Sin embargo, Gould y Lewontin (1979) señalan que la masculinización de los genitales en la hiena pudiera ser consecuencia de otro aspecto de la biología de la especie, que en su origen no se relaciona con el rito social del saludo. Esto es, la hiena hembra también se caracteriza por presentar una gran cantidad de hormona masculina circulante en la sangre que, administrada prontamente en la vida de cualquier feto, masculiniza siempre el aspecto de sus órganos sexuales. Una explicación viable que dan estos autores a la existencia de tal cantidad de hormona masculina en la sangre de las hembras es que son más grandes que los machos, y socialmente dominantes frente a éstos. Se podría decir que están dotadas de ciertas características fisiológicas y etológicas, normalmente propias de los machos en las demás especies. Con esta explicación, se podría plantear que la masculinización de la vulva no es un **hecho primario sino una consecuencia "anexa" y que, por consiguiente, el razonamiento "adaptativo" sobre su función en el origen del comportamiento de salutación social es inadecuado** (Gould, 1997). Estos autores proponen el término "exaptación" para designar este fenómeno que no es directamente adaptativo.

Finalmente, Gould y Lewontin (1979) son precisos al señalar que la adaptación debida a la selección natural no tiene el carácter de ser siempre la única mejor solución que aporta el programa adaptacionista. Esto es, especies próximas pueden haber desarrollado adaptaciones distintas para hacer frente a un mismo problema ambiental. Un ejemplo de este planteamiento son los rinocerontes indios (*Rhinoceros unicornis*) y africano (*Diceros bicornis*), el primero sólo tiene un cuerno, el africano dos. En ambos casos se trata de medios defensivos, pero es difícil decir que cada una de estas especies de rinocerontes tiene un problema defensivo particular al cual corresponde una solución adecuada, un cuerno para la especie india, dos para la africana (Figura 16).



Figura 16. Las dos especies de rinocerontes mostrando sus cuernos para la defensa: Indio con un cuerno y Africano o negro con dos cuernos. Fuentes:
<https://www.zoomadrid.com/animales-y-continentes/animales/rinoceronte-indio>
<https://www.informacion.es/medio-ambiente/2023/09/15/inminente-liberacion-2-000-rinocerontes-91911778.html>

EL ORDENAMIENTO TAXONÓMICO

Desde el pensamiento evolucionista se considera que todos los animales tienen formas ancestrales comunes y que, a medida que fueron evolucionando a partir de esos ancestros, se fueron haciendo cada vez menos parecidos. Esta inferencia se basa en similitudes y diferencias morfológicas, ontogenéticas, fisiológicas, bioquímicas y genéticas de los grupos de animales que, además, ha permitido organizar a estas especies dentro de categorías, determinando los grados de diferencia y similitud que definen a cada una de ellas. Este proceder científico se conoce como Sistemática, un sistema de ordenación de los seres vivos; la Taxonomía es la disciplina dentro de la Sistemática, que se ocupa de clasificar a estos organismos de acuerdo a los rasgos o caracteres que comparten, entendiéndose como clasificar el diagnosticar, agrupar y catalogar. Es importante resaltar que los sistemas de clasificación taxonómica son, al menos en parte, tentativas artificiales para establecer un orden.

El concepto moderno de clasificación taxonómica se basa en los trabajos de Carl Linneo (1707–1778): *Systema Naturae* publicado en 1735 y *Species Plantarum* publicada en 1753, y es previo al establecimiento del concepto de evolución biológica a través de la selección natural planteada por Charles Darwin (1809-1882) en su obra *El Origen de las Especies*, publicada en 1859. El método de clasificación de Linneo, llamado sistema binomial de nomenclatura aun está en uso hoy día. Linneo reconoció que diferentes especies podían agruparse en categorías más amplias basadas en características compartidas. Así, cualquier agrupación de animales que comparte un conjunto particular de características forma un conjunto llamado *taxon* (plural *taxa*). Todos los animales reciben nombres asociados con siete niveles taxonómicos ordenados jerárquicamente (de lo general a lo específico): reino, filo, clase, orden, familia, género y especie. Sin embargo, por la necesidad de explicar la diversidad, en algunas divisiones de la clasificación se han dispuesto más niveles con el consiguiente establecimiento de categorías taxonómicas secundarias o auxiliares: nivel *tribu* y los que llevan los sufijos *super-*, *sub-* e *infra-*, entre otros.

De esta manera, el Reino Animalia se puede ordenar de acuerdo a algunos conceptos que se han desarrollado en este trabajo, para clasificar a los animales dentro de grupos taxonómicos. La base de esta iniciación sistemática está en la más elemental cuestión biológica: los seres vivos se organizan a partir del número de células: o son unicelulares o son multicelulares. La zoología nos enseña que los animales son multicelulares, clasificados como eucariotas, contrapuestos a la unicelularidad de otros organismos. Por ello son referidos colectivamente como Metazoa (G. *meta* “más allá”, “entre” + *zoo* “animal”) o **Metazoarios**.

El número de capas embrionarias de tejido también se ha utilizado como criterio sistemático para ordenar grupos animales, clasificándolos en diploblásticos (cnidarios y ctenoforos) y triploblásticos (los demás metazoos), así como de acuerdo con su simetría

corporal. En este sentido, los animales se clasificaron inicialmente en dos subreinos: Eumetazoa y Parazoa.

Los animales con tejidos complejos o verdaderos estarían en el grupo Eumetazoa (G. *eu*, “bien” + *meta* “más allá”, “entre” + *zoo* “animal”). Esto incluye a los cnidarios y ctenoforos (Radiata, sin rango taxonómico) con simetría radial, y a los otros filos (los demás metazoos) que muestran una simetría bilateral altamente correlacionada con la cefalización (Bilateria, un grado organizacional sin rango taxonómico). Sus diferentes tipos de tejidos son responsables de llevar a cabo funciones específicas. Esta diferenciación y especialización de los tejidos es parte de lo que permite la extraordinaria diversidad animal, para la cual, en una actualización realizada por Zhang (2013), se logró estimar que el Reino Animalia tenía un total de 1.659.420 especies descritas (incluyendo 133.692 especies fósiles), reunidas en 40 phyla. Sin embargo, se calcula que en el planeta puede haber 10 millones más que permanecen sin descubrir y clasificar. No obstante, cabe plantear el hecho que muchas de estas especies se pueden extinguir antes de ser descubiertas, más que un estimado de 99% de todas las especies animales que habitaron alguna vez el planeta están extintas.

Los organismos en el grupo Parazoa (G. *para*, “junto”, “al lado de” + *zoo*, “animal”) presentaría una organización de tejidos muy incipiente. En esta categoría se encuentran las esponjas (Phylum Porifera) y un grupo basal de animales multicelulares con cuerpo muy plano (Phylum Placozoa) que, en general, son asimétricos, carecen de órganos específicos, aunque poseen células especializadas que realizan diferentes funciones. Estos organismos son considerados animales, entre otras razones, porque ingieren bacterias y partículas orgánicas disueltas, en el caso de las esponjas filtrando el agua que circula dentro de sus cámaras internas, mientras que los placozoos lo hacen absorbiendo las partículas de alimentos con su parte abdominal o ventral que posee células glandulares capaces de sintetizar enzimas digestivas.

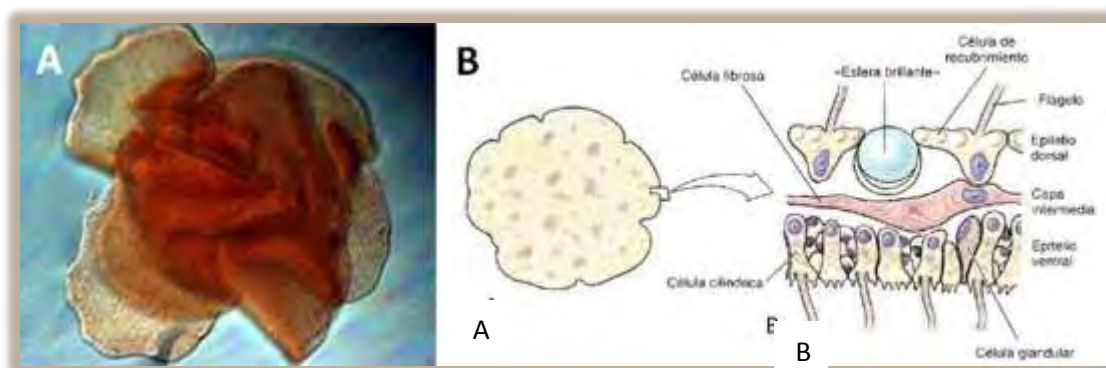


Figura 17. *Trichoplax adhaerens* (Phylum Placozoa), (A) Individuo adulto. Fuente: <https://medicine.yale.edu/news-article/trichoplax-genome-sequenced---rosetta-stone-for-understanding-evolution/> (B) Sección sagital mostrando su estructura histológica. Fuente: Hickman et al. (2006).

Interesante es la conducta ecofisiológica de *Trichoplax adhaerens*, único representante existente del Phylum Placozoa, que fue descubierto en 1883 por el zoólogo alemán Franz Eilhard Schulze, en un acuario de agua de mar en el Instituto Zoológico de Graz (Austria). *T. adhaerens* se alimenta de algas pequeñas, principalmente del alga verde *Chlorella* (Chlorophyta), *Cryptomonas* y *Rhodomonas* (Cryptophyta), y bacterias verde-azules *Phormidium inundatum* (Cyanobacteria), pero también de detritos de otros organismos. En la alimentación, una o varias bolsas pequeñas se forman alrededor de partículas de nutrientes en el lado ventral, en las cuales las células glandulares liberan enzimas digestivas y se desarrolla un "estómago externo" temporal, por así llamarlo. Los nutrientes **disueltos atrapados son absorbidos por pinocitosis ("bebida celular") por las células ciliadas** ubicadas en la superficie ventral. También pueden ingerir organismos unicelulares completos a través del epiteloide superior (es decir, la "superficie dorsal" del animal). Este modo de alimentación podría ser único en el reino animal: las partículas, acumuladas en una capa de limo, se extraen a través de huecos intercelulares (intersticios celulares) del epiteloide por las células fibrosas y luego se digieren mediante fagocitosis (**"ingestión de células"**). Tal **"recolección" de partículas de nutrientes a través de un tegumento entero** solo es posible porque algunos elementos "aislantes" (específicamente, una lámina basal debajo del epiteloide y las uniones intercelulares especializadas como desmosomas) no están presentes en Placozoa.

Posteriormente, se tiene un tercer subreino Mesozoa (G. *mesos*, "en medio de" + *zoon*, "animal") que comprende organismos microscópicos (0,5–7,0 mm de longitud), de aspecto vermiforme (simetría bilateral), endoparásitos, que habitan los sacos renales de los cefalópodos, principalmente pulpos y jibias, y algunos otros invertebrados marinos. En el siglo XIX, debido a su organización corporal altamente simplificada, el nombre Mesozoa fue propuesto por van Beneden (1876) para referirse a organismos intermedios entre los Protozoos (eucariotas unicelulares) y los Metazoos (animales multicelulares), y fueron considerados como un Phylum del Reino Animalia durante largo tiempo. Estos animales muestran un nivel de organización extremadamente simple, que comprende un cuerpo con solo de 10 a 40 células y carecen de celoma, sistema circulatorio y otros tejidos diferenciados. Este grupo de unas 50 especies es enigmático; algunos biólogos siguen considerándolos organismos intermedios entre entidades unicelulares y multicelulares, mientras que otros por el contrario asocian su simplicidad a la condición parásita, relacionándolos posiblemente con los platelmintos (gusanos planos).

También la presencia o ausencia del celoma determina grupos. Así, entre los animales triploblásticos se tienen: Acelomados, Pseudocelomados y Eucelomados. De estos últimos se desprenden las condiciones esquizocelomada (Schizocela) y enterocelomada (Enterocela), que se corresponden con dos líneas evolutivas principales: prostostomados y deuterostomados, respectivamente (Figura 18). Esto permitió a Grant (1963, citado en Whittaker, 1969) clasificar al Reino Animalia inicialmente en tres subreinos, como se muestra en la Tabla 2. Esta clasificación, basada en la anatomía comparada, sigue

claramente los patrones arquitectónicos básicos donde la Rama Bilateria agrupa los Grados: Acelomata, Pseudocelomata y Celomata, y éste último contiene los dos Subgrados: Schizocela y Enterocela, haciendo referencia a los dos mecanismos de formación del celoma.

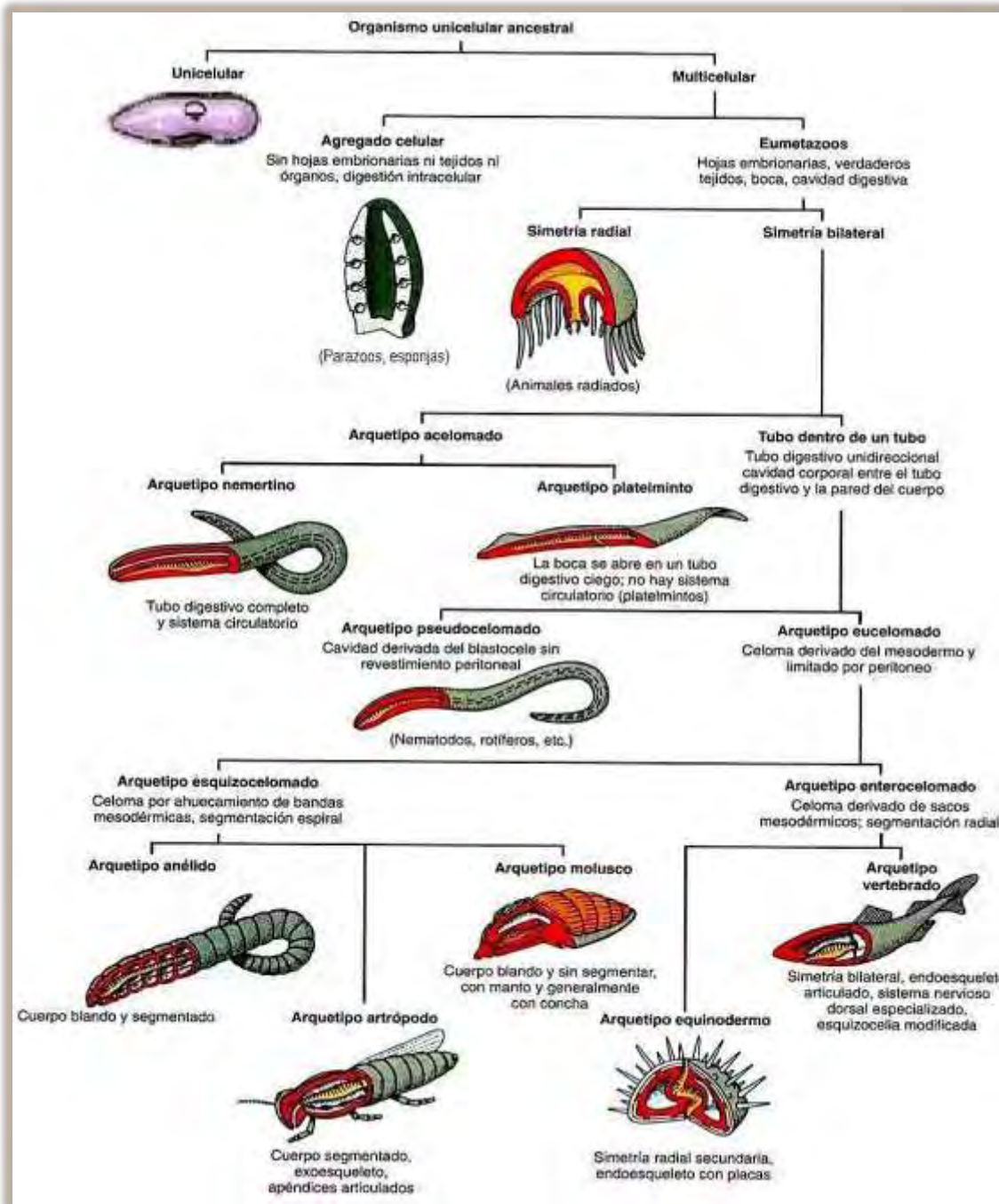


Figura 18. Patrones arquitectónicos básicos presentes en los animales. Color gris = ectodermo; color rojo = mesodermo; color amarillo = endodermo. Fuente: Modificado de Hickman *et al.* (2006).

Tabla 2. Clasificación del Reino Animalia (Metazoa) según Grant (1963). Tomado de Whittaker (1969).

Subreino Agnotozoa	Phylum Mesozoa (Mesozoarios)
Subreino Parazoa	Phylum Porifera (Esponjas)
	Phylum Archaeocyatha (extinto)
Subreino Eumetazoa	
Rama Radiata	Phylum Cnidaria
	Phylum Ctenophora
Rama Bilateria	
Grado Acelomata	Phylum Platyhelminthes (Gusanos planos)
	Phylum Nemertea o Rhynchocela
Grado Pseudocelomata	Phylum Acanthocephala
	Phylum Aschelminthes
	Phylum Entoprocta o Kamptozoa
Grado Celomata	
Subgrado Schizocela	Phylum Bryozoa o Ectoprocta
	Phylum Brachiopoda
	Phylum Phoronida o Lophophorata
	Phylum Mollusca (Moluscos)
	Phylum Sipunculoidea
	Phylum Echiuroidea
	Phylum Annelida (Gusanos segmentados)
	Phylum Arthropoda (Artrópodos)
Subgrado Enterocela	Phylum Brachiata o Pogonophora
	Phylum Chaetognatha
	Phylum Echinodermata (Equinodermos)
	Phylum Hemichordata (Hemicordados)
	Phylum Chordata (Cordados)

Para finales del siglo XIX, el zoólogo alemán Ernst Haeckel (1834 - 1919) en su *Filogenia Sistemática*, publicada en 1894, propuso en la clasificación de los seres vivos un nuevo reino denominado Protista, debido a la dificultad que presentaban los organismos unicelulares para ser catalogados claramente en el sistema tradicional existente de dos reinos: Vegetabilia (plantas) y Animalia (animales). Haeckel incluyó a las esponjas y a los hongos en este nuevo Reino, en categorías diferentes; pero el reino comprendía principalmente, y solo en categorías posteriores, a los organismos unicelulares. También consideró a las bacterias y cianobacterias como protistas sin núcleos y las colocó en el grupo Monera, supeditado al Reino Protista. Entonces, los protistas fueron concebidos como organismos unicelulares y como formas no tisulares, en contraste con los organismos con tejidos verdaderos de los reinos Metaphyta (plantas, hongos y algas llamadas superiores) y Metazoa (animales multicelulares).

Para 1956, estos organismos sin núcleo fueron definidos por el biólogo estadounidense Herbert Copeland (1902 - 1968) como procariotas, y elevados como un nuevo Reino, Monera. En este reino, Copeland incluyó a las bacterias y cianobacterias; y en un reino que llamó Protoctista, incluyó a eucariontes unicelulares y a los pluricelulares con organización simple o con tejidos mínimamente diferenciados, como los hongos y las algas rojas y marrones. Las esponjas, consideradas plantas hasta 1765 por su poca movilidad detectable, mostraron la existencia de corrientes internas de agua y fue reconocida su naturaleza animal; y las algas verdes (Chlorophyta y Charophyta) fueron asignadas al Reino Plantae porque se consideraron parte de la línea evolutiva que conduce a las plantas verdes superiores. Para entonces, la clasificación quedó establecida en cuatro reinos: Monera, Protoctista, Animalia y Plantae.

Copeland (1956) publicó un sistema taxonómico detallado que subdividía sus nuevos reinos en phyla, clases y órdenes, prestando considerable atención a aspectos taxonómicos de nomenclatura, prioridad y relaciones filogenéticas. No obstante, el ecólogo estadounidense Robert Whittaker (1924 - 1980), al considerar los tres modos de nutrición en la naturaleza estableció que la fotosíntesis y la ingestión proporcionaban notoriamente el significado evolutivo de los reinos Plantae y Animalia, en cambio, la absorción no deja claro el lugar de estos organismos en el amplio patrón evolutivo de los seres vivos. En este sentido, y conociéndose la función saprótrofa de las bacterias y hongos, argumentó que los reinos deberían corresponder principalmente a distinciones ecológicas claras y solo secundariamente servir como unidades taxonómicas. De este modo, se debía reconocer

una clasificación de tres reinos generales basados en los niveles tróficos ecológicos: productores (plantas), consumidores (animales) y descomponedores (bacterias y hongos) (Hagen, 2012).

Luego, resolviendo situaciones conflictivas, Whittaker usó el modo de nutrición y la organización celular como bases de un sistema de clasificación simple y conceptualmente coherente. En 1969 publicó su sistema definitivo de cinco reinos, aceptando la propuesta de Copeland de colocar a todos los organismos procariotas en su propio reino; ahora, el Reino Monera se incorporaba a los reinos Protista, Fungi, Plantae y Animalia, en la versión final del sistema (Whittaker, 1969).

Actualmente, la clasificación de todos los seres vivos (esto es más de 1,6 millones de especies descritas) se ha incorporado en un sistema jerárquicamente completo, coherente y unificado, conocido como el *Catálogo de La Vida* (CoL, por sus siglas en inglés *Catalogue of Life*) propuesto por Ruggiero *et al.* (2015 a y b). Este sistema propone una clasificación basada en dos superreinos (Prokaryota y Eukaryota) y siete reinos, como una extensión del sistema de seis reinos de Cavalier-Smith (Anexo 1). Para definir los límites entre los principales taxones y los rangos, incluidos los reinos, los autores alcanzaron un compromiso práctico entre diversas opiniones de juicio taxonómico y evidencia contradictoria sobre ciertos argumentos filogenéticos importantes. Se trata de un arreglo clasificatorio, pero no necesariamente filogenético; por ello, el conglomerado de autores señala que esa clasificación es más una herramienta de trabajo transitoria antes que una mirada evolutiva a todos los reinos de la naturaleza (Ruggiero *et al.*, 2015 a y b).

ALCANZANDO LA FILOGENIA

En el libro *El Origen de las Especies*, Darwin esbozó en unos trazos ligeros, como un dibujo casi infantil, la organización de los grandes grupos de seres vivientes conocidos a mitad del Siglo XIX. Casi al final de ese mismo siglo, el zoólogo alemán Ernst Haeckel dio a conocer su *Árbol de la Vida*, una manera de mostrar las relaciones de parentesco entre los distintos taxones de tres Reinos: Vegetal, Protista y Animal. Ese bosquejo, basado en los conocimientos morfológicos de los organismos vivos, se mantuvo como el ícono de la filogenia, la ciencia de las relaciones de parentesco.

A partir de allí, tratando de desvelar el *Árbol de la Vida Animal*, las relaciones filogenéticas del Reino Animalia fueron tradicionalmente inferidas utilizando caracteres derivados de la observación de elementos morfológicos y anatómicos. El impulso que tuvo la embriología y todas las ciencias del desarrollo, así como el descubrimiento de nuevos

taxa, y el avance en las nuevas tecnologías, como la microscopía electrónica, la tomografía, la sonografía y las ciencias de la computación, han permitido la aparición de nuevas propuestas de clados y grupos zoológicos que esclarecieron cada vez más el panorama evolutivo. Así, la filogenia tradicional considera que el más basal de los nodos evolutivos se centra en la bilateralidad, dando origen a todo el gran Clado Bilateralia, a partir del cual se originan los animales Diploblásticos y Triploblásticos, derivándose de éstos los grupos de acuerdo a la formación y origen del celoma (Figura 19).

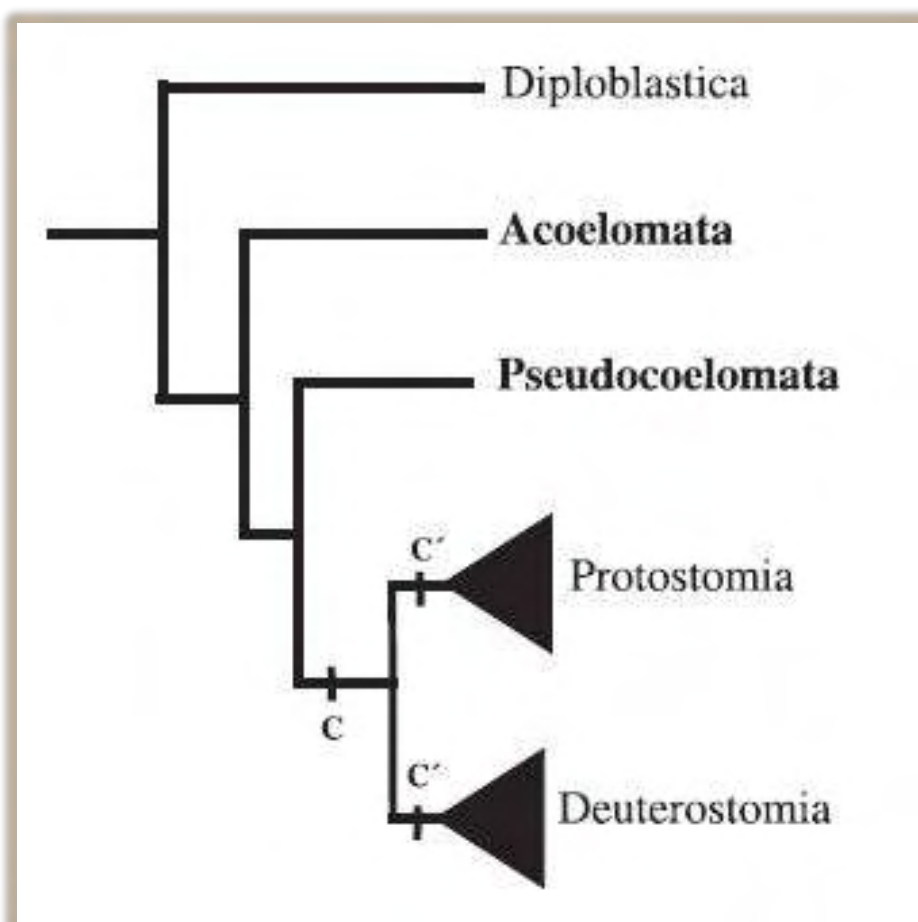


Figura 19. Filogenia tradicional de Metazoa Bilateria. Este árbol evolutivo está basado en el principio de incremento gradual de complejidad y asumiendo una condición primitiva de Acoelomata dentro de Bilateria. Fuente: Baguña y Ruitort (2004).

Más tarde, a finales de la década de los 80 del Siglo XX, lo más innovador en la filogenética moderna de los metazoarios fue la introducción de datos de secuencias moleculares (por ejemplo: Field *et al.*, 1988; Raff *et al.*, 1989; Lake, 1990). Este enfoque

molecular proporcionó avances sustanciales con investigaciones que redefinieron la filogenia animal, en gran parte utilizándose genes ribosomales nucleares (SSU o 18S), pero también genes Hox, orden de genes mitocondriales y genes mitocondriales concatenados (Aguinaldo *et al.*, 1997; Halanych, 2004; Winnepenninckx *et al.*, 1996), demostrando convincentemente el potencial de los datos de secuencia molecular para recuperar divergencias profundas en el Reino Animal (Edgecombe *et al.*, 2010). Actualmente, la incorporación de datos moleculares ha cambiado radicalmente la manera en que los zoólogos infieren la filogenia de algún grupo o del Reino. Es sorprendente que hoy es más fácil obtener datos moleculares que datos histológicos o de microscopía electrónica.

La filogenética molecular ha cambiado el modo de apreciar el camino evolutivo de los animales en su integridad y las relaciones que se han establecido entre los phyla o clados mayores. Por ejemplo, ahora se acepta a grupos novedosos como Ecdysozoa, Spiralia y Platyzoa, todos los cuales han sido creados y ubicados cladísticamente en el árbol de la vida de los animales basados en estudios de análisis moleculares de secuencias de ARN ribosomal (Giribet *et al.*, 2009). Vale la pena señalar que el análisis de nuevos datos moleculares sobre las relaciones de los pseudocelomados sugiere que sus phyla no están estrechamente relacionados, por lo que la evolución del pseudoceloma debe haber ocurrido más de una vez (Baguña y Riutort, 2004).

Por otra parte, es interesante señalar que para el 2005, un grupo de investigadores de Canadá, USA, Francia, Rusia, Puerto Rico y Reino Unido (Adl *et al.*, 2012) revisaron la clasificación de eucariotas unicelulares propuesta por la Sociedad de Protozoología (Levine *et al.*, 1980) y la ampliaron para incluir otros protistas. Para ello, incorporaron los estudios ultraestructurales realizados desde 1980 y los estudios filogenéticos moleculares, presentando un esquema basado en una clasificación sistemática sin asignación de categorías taxonómicas. Esta propuesta diferente e integral, frente a los demás reinos, reconoce seis grupos de eucariotas que pueden representar las agrupaciones básicas similares a los tradicionales "reinos". El cambio más significativo es la identificación de varios linajes monofiléticos dentro de los protistas y que los "reinos" tradicionales ahora se reconocen claramente como derivados de linajes protistas monofiléticos. Así, se plantea que los linajes multicelulares Animalia y Fungi surgieron dentro de Opisthokonta, y Plantae de Archaeplastida (Tabla 3). Los autores adoptan un sistema jerárquico sin designaciones de rangos formales (clase, subclase, superorden, orden), considerando que esto resulta más útil ya que tiene la ventaja de ser flexible y fácil de modificar.

Tabla 3. Clasificación de los seis grupos de eucariotas según Adl *et al.* (2012) y Burki *et al.* (2012).

Supergrupo		Primer rango	Segundo rango
Diaphoretickes (=Corticata)	Archaeplastida	Glaucophyta Rhodophyceae Chloroplastida	Subdivisiones inciertas Charophyta, Chlorodendrales, Chlorophyta, Mesostigma, Prasinophytae
	Chromalveolata	Cryptophyceae Haptophyta Stramenopiles	Cryptomonadales, Goniomonadales Pavlovophyceae, Prymnesiophyceae Actinophryidae, Bacillariophyta, Bolidomonas , Bicosoecida, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatales, Hypochytriales, Labyrinthulomycetes, Opalinata, Pelagophyceae, Peronosporomycetes, Phaeophyceae, Phaeothamniophyceae, Pinguiochrysidales, Raphidiophyceae, Schizocladia , Synurales, Xanthophyceae
	Rhizaria	Alveolata Cercozoa	Apicomplexa, Ciliophora, Dinozoa Cercomonadida, Chlorarachniophyta, Nucleohelea, Phaeodarea, Phytomyxea, Silicofilosea
	Excavata	Haplosporidia Foraminifera Gromia Radiolaria Fornicata Malawimonas Parabasalia	Subdivisiones inciertas Acantharia, Polycystinea, Sticholonche Carpediemonas , Eopharyngia
Amorphea (=Unikonta)	Amoebozoa	Preaxostyla Jakobida Heterolobosea Euglenozoa Tubulinea Flabellinea	Cristamonadida, Spirotrichonymphida, Trichomonadida, Trichonymphida Oxymonadida, Trimastix Histionidae, Jakoba Acrasidae, Gruberellidae, Vahlkampfiidae Euglenida, Diplonemea, Kinetoplastea Leptomyxida, Testacealobosia, Tubulinida Cochliopodium , Dactylopodia, Thecamoebida, Vanellida
		Stereomyxida Acanthamoebidae Entamoebida Mastigamoebidae Pelomyxa	
	Opisthokonta	Eumycetozoa Fungi	Dictyostelia, Myxogastria, Protostelia Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycetes, Glomeromycota, Microsporidia, Urediniomycetes, Ustilaginomycetes, Zygomycota
		Mesomycetozoa Choanomonada	Aphelidea, Capsaspora , Corallochytrium , Ichthyosporea, Ministeria , Nucleariida Acanthoecidae, Monosigidae, Salpingoecidae
		Metazoa	Porifera, Trichoplax, Mesozoa, Animalia

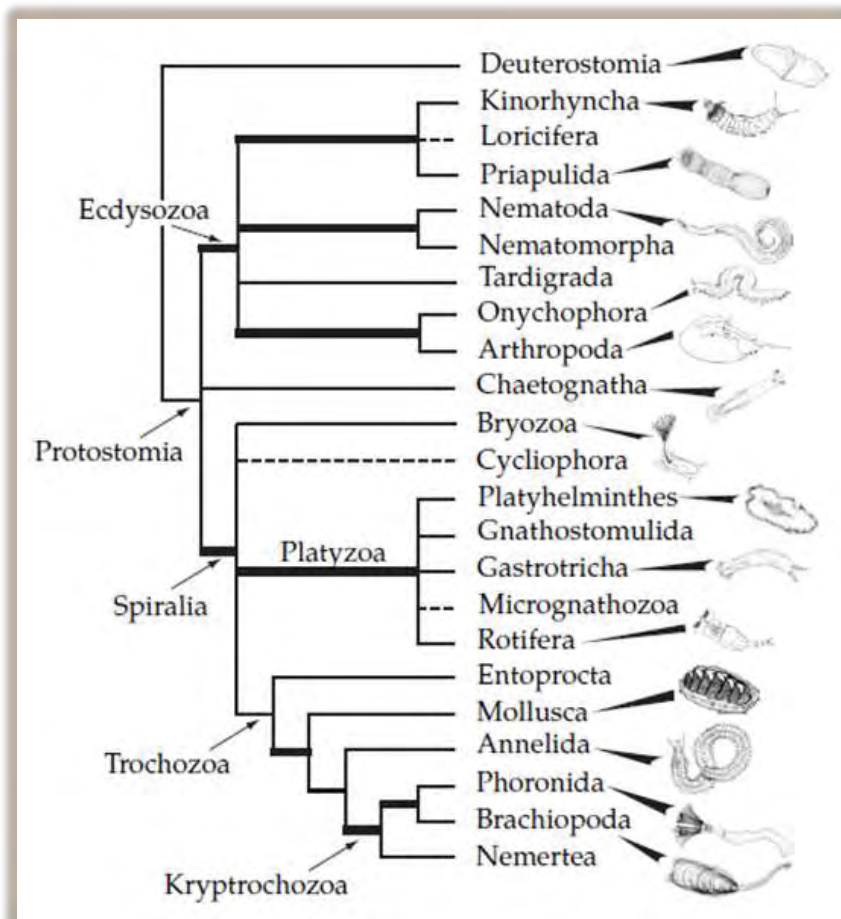


Figura 20. Filogenia hipotética del Reino Animal, basada en análisis filogenético y morfológico, reconociendo clados y phyla, principalmente hacia los Protostomados. Fuente: Giribet *et al.* (2009).

Se ha llevado más de un siglo de investigación biológica en comprender el origen y la historia evolutiva de los metazoos, y aun así las relaciones filogenéticas entre diversos taxones confusos siguen sin resolverse. Como ejemplo, La propuesta de Giribet *et al.* (2009) muestra una visión hipotética de las relaciones filogenéticas de los protostomados (Figura 20), donde se desprenden de la raíz los grupos Ecdysozoa y Platyzoa, mientras la clasificación de los protostomados (Subreino Bilateria), propuesta por Ruggiero *et al.* (2015 a y b), comprende tres clados: Ecdysozoa, Spiralia [= Lophotrochozoa] y uno sin nombre (que involucra a los Phyla Chaetognatha, Orthonectida y Rhombozoa), indicando las divergencias y contradicciones que aparecen en los estudios de filogenia actual. En este último Phylum (Rhombozoa) se incluye el Orden Dicyemida, grupo de endoparásitos microscópicos que en el siglo XIX fueron clasificados dentro del Subreino Mesozoa. Sin embargo, de acuerdo con Lu y colaboradores (2017) estudios posteriores del desarrollo embriológico mostraron la escisión en espiral de sus embriones, rasgo característico del

super Phylum Spiralia, y un "péptido espiral", que solo se encuentra en el linaje Spiralia. Por lo tanto, a partir de entonces, los Dicyemida se han considerado triblásticos degenerados, con simetría bilateral, miembros de Spiralia, altamente simplificados secundariamente por su condición parasitaria. (Lu *et al.*, 2017).

Por ello señalamos que nos encontramos en un momento del conocimiento sistemático y taxonómico de cambios profundos en la apreciación de los conceptos de vida y de zoología, así como de los demás elementos vivientes, surgiendo cotidianamente modificación de la visión del árbol de la vida animal, llevándonos a una visión más avanzada filogenéticamente (Halanych, 2004). Interesante y conflictivo es también saber que las relaciones filogenéticas actuales son tan solo aproximaciones hipotéticas a lo que debió haber sido el camino evolutivo; estas aproximaciones seguirán cambiando de acuerdo a los avances que se produzcan en los estudios zoológicos y en la manera de realizar los análisis. Mayores conocimientos, ayuda de las tecnologías y capacidad intelectual de interpretación serán los hilos conductores del avance de la zoología del futuro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T.; Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, Ch., Lewis, L., Lodge, J., Lynn, D., Mann, D., Mccourt, R., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S., Nerad, T., Shearer, C., Smirnov, A., Spiegel, F. y Taylor, M. 2005. The new higher-level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal Eucaryotes Microbiology*, 52(5): 399–451.
- Aguineldo, A., Turbevillem J., Lindford, L., Rivera, M., Garey, J., Raff, R. y Lake, J. A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489–493.
- Baguñà, J. y Riutort, M. 2004. Molecular phylogeny of the Platyhelminthes. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 168–193.
- Baudry, E., Kryger, P., Allsopp, M., Koeniger, N., Vautrin, D., Mougél, F., Cornuet, J-M y Solignac, M. 2004. Whole-genome scan in thelytokous-laying workers of the cape honey bee (*Apis mellifera capensis*): Central fusion, reduced recombination rates and centromere mapping using half-tetrad analysis. *Genetics*, 167: 243–252.
- Bentley, M., Olive, P. y Last, K. 2001. Sexual satellites, moonlight and the nuptial dances of worms: The influence of the moon on the reproduction of marine animals. En: Barbieri, C. y Rampazzi, F. (Eds.). *Earth-Moon Relationships*. Springer, Dordrecht. Pp: 67–84.
- Bernstein, H., Byerly, H., Hopf, F. y Michod, R. 1985. Genetic damage, mutation, and the evolution of sex. *Science*, 229(4719): 1277–1281.
- Burki, F., Okamoto, N., Pombert, J-F. y Keeling, P. 2012. The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. *Proc. R. Soc. B.*, 279: 2246–2254.
- Caspers, H. 1984. Spawning periodicity and habitat of the palolo worm *Eunice viridis* (Polychaeta: Eunicidae) in the Samoan Islands. *Marine Biology*, 79: 229–236.
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, 57(4): 953–994.
- Celniker, S. y Rubin, G. 2003. The *Drosophila melanogaster* genome. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genetics*, 4: 89–117.
- Copeland H. 1956. *The classification of lower organisms*. Pacific Books, Palo Alto, California. 302 pp.
- Davidson, E. 1987. Understanding embryonic development: A contemporary view. *American Zoologist*, 27: 581–591.
- Edgecombe, G., Girbet, G., Dunn, C., Hejnol, A., Kristensen, R., Neves, R., Rouse, G., Worsaae, K. y Sørensen, M. 2010. Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Organisms Diversity y Evolution*, 11: 151–172.
- Field, K., Olsen, G., Lane, D., Giovannoni, S., Ghiselin, M., Raff, E., Pace, N. y Raff, R. 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239(4841): 748-753.

- Finnerty, J., Pang, K., Burton, P., Paulson, D. y Martindale, M. 2004. Origins of bilateral symmetry: Hox and dpp expression in a sea anemone. *Science*, 304: 1335–1337.
- Fire, A., Xu, S., Montgomery, M., Kostas, S., Driver, S. y Mello, C. 1998. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 391: 806–811.
- Giribet, G., Dunn, C., Edgecombe, G., Hejnol, A., Martindale, M. y Rouse, G. 2009. Assembling the spiralian tree of life. *Animal Evolution*, Chapter 6. Pp: 52–64.
- Gould, S. y Lewontin, R. 1979. “The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm”. A critic of the adaptationist program. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B 205: 581–598.**
- Gould, S. 1997. The exaptive excellence of spandrels as a term and prototype. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 10750–10755.
- Hagen, J. 2012. Five Kingdoms, more or less: Robert Whittaker and the Broad Classification of Organisms. *BioScience*, 62: 67–74.
- Halanych, K. 2004. The new view of animal phylogeny. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 229–256.
- Hickman, C. Jr., Roberts, L., Larson, A., **I’Anson, H. y Eisenhour, D.** 2006. Principios integrales de Zoología. 13ª edición. Traducción: Salido, J., Fernández I., de Quirós, B., Jesús J. y Pardo, F. España: McGraw-Hill Interamericana. 997 pp.
- Hoecker, G. 1980. La genética, desde Mendel hasta Morgan. 1a. Parte. Teoría del Gen. Editorial Universitaria, Chile. 86 pp.
- Kim, S-H., Turnbull, J. y Guimond, S. 2011. Extracellular matrix and cell signalling: the dynamic cooperation of integrin, proteoglycan and growth factor receptor. *Journal of Endocrinology*, 209: 139–151.
- Lake, J. 1990. Origin of the Metazoa. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 763–766.
- Levine, N., Corliss, J. , Cox, F. **et al.** 1980. A newly revised classification of the Protozoa. *J. Protozool*, 27: 37–58.
- Lu, T.M., Kanda, M., Satoh, N. y Furuya, H. 2017. The phylogenetic position of dicyemid mesozoans offers insights into spiralian evolution. *Zoological Letters*, 3:1–9.
- Maier, R. 2001. Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico. España: McGraw-Hill Interamericana. 582 pp.
- Miller, S. y Harley, J. 2016. *Zoology*. Tenth edition. New York: McGraw-Hill Education. 619 pp.
- Montgomery, M., Xu, S. y Fire, A. 1998. RNA as a target of double-stranded RNA-mediated genetic interference in *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(26): 15502–15507.
- Moore, J. 1987. Science as a way of knowing: Development Biology. *American Zoologist*, 27: 415–573.
- Pelletreau, K., Bhattacharya, D., Price, D. y Worful, J. 2011. Sea slug kleptoplasty and plastid maintenance in a Metazoan. *Plant Physiology*, 155: 1561–1565.
- Phillips, J. (Ed.). 1976. Fisiología ecológica. Madrid: Blume Ediciones. 248 pp.

- Raff, R., Field, K., Olsen, G., Giovannoni, S., Lane, D., Ghiselin, M., Pace, N. y Raff, E. 1989. Metazoan phylogeny based on analysis of 18S ribosomal RNA. En: Fernholm, B., Bremer, K. y Jörnvall, H. (Eds.). *The Hierarchy of Life. Molecules and Morphology in Phylogenetic Analysis*. Excerpta Medica, Amsterdam. Pp. 247–260.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015a. A higher-level classification of all living organisms. *PLoS ONE*, 10(4): 1–60.
- Ruggiero, M., Gordon, D., Orrell, T., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R., Cavalier-Smith, T., Guiry, M. y Kirk, P. 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE*, 10(6): 1–54.
- Rumpho, M., Worful, J., Lee, J., Kannan, K., Tyler, M., Bhattacharya, D., Moustafa, A. y Manhart, J. 2008. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *PNAS*, 105(46): 17867–17871.
- Solomon, E., Berg, L. y Martin, D. 2013. *Biología*. 9ª edición. Traducción: García, H., Villagómez, V., Romo, J. y Campos, V. México, D.F.: Cengage Learning Editores, S.A. 1263 pp.
- van Beneden, É. 1876. Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires.** *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 42: 3–111.
- Weber, A. y Osteryoung, K. 2010. From endosymbiosis to synthetic photosynthetic life. *Plant Physiology*, 154: 593–597.
- Winnepenninckx, B., Backeljau, T. y de Wachter, R. 1996. Investigation of molluscan phylogeny on the basis of 18S rRNA sequences. *Molecular Biology y Evolution*, 13: 1306–1317.
- Whittaker, R. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science, New Series* 163(3863): 150–160.
- Wilson, E. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge. 697 pp.
- Woese, C. y Fox, G. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 7(11): 5088–5090.
- Zhang, Z. 2013. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013. *Zootaxa*, 3703: 5–11.

Anexo 1. Propuesta de clasificación del Reino Animalia de Ruggiero *et al.* (2015 a y b) conteniendo los rangos desde Superreino hasta Orden; donde los nombres por debajo del rango Infrarreino están ordenados alfabéticamente dentro de cada rango parental, excepto para los taxones sin nombre (N.N.) y los corchetes indican sinónimos.

SUPERREINO EUKARYOTA
REINO ANIMALIA
SUBREINO N.N.
Phylum Cnidaria
Subphylum Anthozoa
Clase Anthozoa
Subclase Hexacorallia
Orden Actinaria
Orden Antipatharia
Orden Ceriantharia
Orden Corallimorpharia
Orden Scleractinia
Orden Zoantheria [= Zoanthidea]
Subclase Octocorallia
Orden Alcyonacea
Orden Helioporacea
Orden Pennatulacea
Subphylum Medusozoa
Clase Cubozoa
Orden Carybdeida
Orden Chirodropida
Clase Hydrozoa
Subclase Hydroidolina
Orden Anthoathecata
Orden Gonoproxima
Orden Leptothecata
Orden Siphonophorae
Subclase Trachylina
Orden Actinulida
Orden Limnomedusae
Orden Narcomedusae
Orden Trachymedusae
Clase Polypodiozoa
Orden Polypodiidea
Clase Scyphozoa
Orden Coronatae
Orden Rhizostomeae
Orden Semaestomeae

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Clase Staurozoa	
	Orden Stauromedusae
Subphylum Myxozoa	
Clase Malacosporea	
	Orden Malacovalvulida
Clase Myxosporea	
	Orden Bivalvulida
	Orden Multivalvulida
Phylum Ctenophora	
Clase Nuda	
	Orden Beroida
Clase Tentaculata	
	Orden Cambojiida
	Orden Cestida
	Orden Cryptolobiferida
	Orden Cydippida
	Orden Ganeshida
	Orden Lobata
	Orden Platyctenida
	Orden Thalassocalycida
Phylum Placozoa	
Clase Placozoa (Trichoplax)	
Phylum Porifera	
Clase Calcarea	
	Orden Baerida
	Orden Clathrinida
	Orden Leucosolenida
	Orden Lithonida
	Orden Murrayonida
Clase Demospongiae	
	Orden Agelasida
	Orden Astrophorida
	Orden Chondrosida
	Orden Dendroceratida
	Orden Dictyoceratida
	Orden Hadromerida
	Orden Halichondrida
	Orden Haplosclerida
	Orden Lithistida
	Orden Poecilosclerida
	Orden Spirophorida
	Orden Verongida
Clase Hexactinellida	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Amphidiscosida
	Orden Aulocalycoida
	Orden Fieldingida
	Orden Hexactinosida
	Orden Lychniscosida
	Orden Lyssacinosida
	Clase Homoscleromorpha
	Orden Homosclerophorida
SUBREINO BILATERIA	
INFRARREINO PROTOSTOMIA	
Superphylum N.N.	
Phylum Chaetognatha	
Clase Sagittoidea	
	Orden Aphragmophora
	Orden Phragmophora
Phylum Orthonectida	
	Orden Plasmodigenea
Phylum Rhombozoa	
	Orden Dicyemida
	Orden Heterocyemida
Super Phylum Ecdysozoa	
Phylum Arthropoda	
Subphylum Chelicerata	
Clase Arachnida	
	Superorden N.N.
	Orden Amblypygi
	Orden Araneae
	Orden Opiliones
	Orden Palpigradi
	Orden Pseudoscorpiones
	Orden Ricinulei
	Orden Schizomida
	Orden Scorpiones
	Orden Solifugae
	Orden Uropygi
	Superorden Acariformes
	Orden Sarcoptiformes
	Orden Trombidiformes
	Superorden Parasitiformes
	Orden Holothyrida
	Orden Ixodida
	Orden Mesostigmata
	Orden Opilioacarida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Clase Merostomata
Orden Xiphosura
Clase Pycnogonida
Orden Pantopoda
Subphylum Crustacea
Clase Branchiopoda
Orden Anostraca
Orden Diplostraca
Orden Laevicaudata
Orden Notostraca
Clase Cephalocarida
Orden Brachypoda
Clase Malacostraca
Subclase Eumalacostraca
Superorden Eucarida
Orden Amphionidacea
Orden Decapoda
Orden Euphausiacea
Superorden Peracarida
Orden Amphipoda
Orden Bochusacea
Orden Cumacea
Orden Isopoda
Orden Lophogastrida
Orden Mictacea
Orden Mysida
Orden Spelaeogriphacea
Orden Tanalidacea
Orden Thermosbaenacea
Superorden Syncarida
Orden Anaspidacea
Orden Bathynellacea
Subclase Hoplocarida
Orden Leptostraca
Clase Maxillopoda
Subclase Branchiura
Orden Arguloida
Subclase Copepoda
Infraclase Necopepoda
Superorden Gymnoplea
Orden Calanoida
Superorden Podoplea
Orden Cyclopoida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Gelyelloida
	Orden Harpacticoida
	Orden Misophrioida
	Orden Monstrilloida
	Orden Mormonilloida
	Orden Siphonostomatoida
	Infraclase Progymnoplea
	Orden Platycopioida
	Subclase Mystacocarida
	Orden Mystacocaridida
	Subclase Pentastomida
	Orden Cephalobaenida
	Orden Porocephalida
	Subclase Tantulocarida (e.g., Basipodellidae)
	Subclase Thecostraca
	Infraclase Ascothoracida
	Orden Dendrogastrida
	Orden Laurida
	Infraclase Cirripedia
	Superorden Acrothoracica
	Orden Cryptophialida
	Orden Lithoglyptida
	Superorden Rhizocephala
	Orden Akentrogonida
	Orden Kentrogonida
	Superorden Thoracica
	Orden Ibliformes
	Orden Lepadiformes
	Orden Scalpelliformes
	Orden Sessilia
	Infraclase Facetotecta (Hansenocaris)
	Clase Ostracoda
	Orden Halocyprida
	Orden Myodocopida
	Orden Paleocopida
	Orden Platycopida
	Orden Podocopida
	Clase Remipedia
	Subphylum Hexapoda
	Clase Collembola
	Orden Entomobryomorpha
	Orden Neelipleona
	Orden Poduromorpha

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Symphypleona
Clase Diplura	
	Orden N.N. (e.g., Japygidae)
Clase Insecta	
Subclase Dicondylia	
	Orden Archaeognatha
Subclase Dicondylia	
	Orden Zygentoma
Infraclase Neoptera	
Superorden Holometabola	
	Orden Coleoptera
	Orden Diptera
	Orden Hymenoptera
	Orden Lepidoptera
	Orden Mecoptera
	Orden Siphonaptera
	Orden Strepsiptera
	Orden Trichoptera
Superorden Neuropterida	
	Orden Megaloptera
	Orden Neuroptera
	Orden Raphidioptera
Superorden Paraneoptera	
	Orden Hemiptera
	Orden Psocodea
	Orden Thysanoptera
Superorden Polyneoptera	
	Orden Blattodea
	Orden Dermaptera
	Orden Embioptera
	Orden Grylloblattodea
	Orden Mantodea
	Orden Mantophasmatodea
	Orden Orthoptera
	Orden Phasmida
	Orden Plecoptera
	Orden Zoraptera
Infraclase Palaeoptera	
	Orden Ephemeroptera
	Orden Odonata
Clase Protura	
	Orden Acerentomata
	Orden Eosentomata
	Orden Sinentomata

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Subphylum Myriapoda	
Clase Chilopoda	
	Orden Craterostigmomorpha
	Orden Geophilomorpha
	Orden Lithobiomorpha
	Orden Scolopendromorpha
	Orden Scutigleromorpha
Clase Diplopoda	
Subclase Chilognatha	
Infraclasse Helminthomorpha	
	Superorden N.N.
	Orden Platydesmida
	Orden Polyzoniida
	Orden Siphonocryptida
	Orden Siphonophorida
	Superorden Juliformia
	Orden Julida
	Orden Spirobolida
	Orden Spirostreptida
	Superorden Nematophora
	Orden Callipodida
	Orden Chordeumatida
	Orden Stemmiulida
	Orden Siphoniulida
	Superorden Merochaeta
	Orden Polydesmida
Infraclasse Pentazonia	
	Orden Glomerida
	Orden Glomeridesmida
	Orden Sphaerotheriida
Subclase Penicillata	
	Orden Polyxenida
Clase Pauropoda	
	Orden Hexamerocerata
	Orden Tetramerocerata
Clase <i>Symphyla</i> (e.g., Scolopendrellidae)	
Phylum Kinorhyncha	Orden Cyclorhagida
	Orden Homalorhagida
Phylum Loricifera	Orden Nanaloricida
Phylum Nematoda	
Clase Chromadorea	
Subclase Chromadoria	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Chromadorida
	Orden Desmodorida
	Orden Desmoscolecida
	Orden Selachinematida
	Subclase Plectia
	Superorden Monhysterica
	Orden Monhysterida
	Superorden Plectica
	Orden Benthimermithida
	Orden Leptolaimida
	Orden Plectida
	Superorden Rhabditica
	Orden Diplogasterida
	Orden Drilonematida
	Orden Panagrolaimida
	Orden Rhabditida
	Orden Spirurida
	Superorden Teratocephalica
	Orden Teratocephalida
	Clase Dorylaimea
	Subclase Bathyodontia
	Orden Bathyodontida
	Orden Mermithida
	Orden Mononchida
	Subclase Dorylaimia
	Orden Dorylaimida
	Subclase Trichocephalia
	Orden Dioctophymatida
	Orden Marimermithida
	Orden Muspiceida
	Orden Trichocephalida
	Clase Enoplea
	Subclase Enoplia
	Orden Alaimida
	Orden Enoplida
	Orden Ironida
	Orden Rhaptothyreida
	Orden Trifusiida
	Orden Tripyloidida
	Subclase Oncholaimia
	Orden Oncholaimida
	Subclase Triplonchia
	Orden Triplonchida
	Orden Tripylida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Phylum Nematomorpha	
	Orden Gordioidea
	Orden Nectonematoidea
Phylum Onychophora	
Clase Udeonychophora	
	Orden Euonychophora
Phylum Priapula [= Priapulida]	
Clase N.N. (e.g., Priapulidae)	
Phylum Tardigrada	
Clase Eutardigrada	
	Orden Apochela
	Orden Parachela
	Clase Heterotardigrada
	Orden Arthrotardigrada
	Orden Echiniscoidea
Superphylum Spiralia [= Lophotrochozoa]	
Phylum Acanthocephala	
	Orden Apororhynchida
	Orden Gigantorhynchida
	Orden Moniliformida
	Orden Oligacanthorhynchida
	Clase Eoacanthocephala
	Orden Gyraacanthocephala
	Orden Neoechinorhynchida
	Clase Palaeacanthocephala
	Orden Echinorhynchida
	Orden Heteramorphida
	Orden Polymorphida
	Clase Polyacanthocephala
	Orden Polyacanthorhynchida
Phylum Annelida	
Clase N.N.	
	Orden Myzostomida
Clase Clitellata	
Subclase N.N.	
	Orden Branchiobdellida
Subclase Hirudinea	
	Orden Acanthobdellida
	Orden Arhynchobdellida
	Orden Rhynchobdellida
Subclase Oligochaeta	
	Superorden N.N.
	Orden N.N. (Jennaria)
	Orden Enchytraeida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Haplotaxida
	Orden Lumbriculida
	Orden Tubificida
	Superorden Metagynophora
	Orden Moniligastrida
	Orden Opisthophora
Clase Polychaeta	
Subclase N.N.	
	Orden N.N. (e.g., Nerillidae)
Subclase Echiura	
	Orden Echiuroinea
	Orden Heteromyota
	Orden Xenopneusta
Subclase Errantia	
	Orden Amphinomida
	Orden Eunicida
	Orden Phyllodocida
Subclase Sedentaria	
Infraclase Canalipalata	
	Orden Sabellida
	Orden Spionida
	Orden Terebellida
	Infraclase Scolecida (e.g., Arenicolidae)
Phylum Brachiopoda	
Clase Craniata	
	Orden Craniida
Clase Lingulata	
	Orden Lingulida
Clase Rhynchonellata	
	Orden Rhynchonellida
	Orden Terebratulida
	Orden Thecideida
Phylum Bryozoa	
Clase Gymnolaemata	
	Orden Cheilostomata
	Orden Ctenostomata
Clase Phylactolaemata	
	Orden Plumatellida
Clase Stenolaemata	
	Orden Cyclostomata
Phylum Cycliophora	
Clase Eucycliophora	
	Orden Symbiida
Phylum Entoprocta	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Coloniales
	Orden Solitaria
Phylum Gastrotricha	
	Orden Chaetonotida
	Orden Macrodasysida
Phylum Gnathostomulida	
	Orden Bursovaginoidea
	Orden Filospermoidea
Phylum Micrognathozoa	
Clase Micrognathozoa	
	Orden Limnognathida
Phylum Mollusca	
Clase Bivalvia	
Subclase Autobranchia	
	Superorden Heteroconchia
	Orden Carditida
	Orden Lucinida
	Orden Myida
	Orden Pholadomyida
	Orden Trigoniida
	Orden Unionida
	Orden Veneroidea
	Superorden Pteriomorphia
	Orden Arcida
	Orden Limida
	Orden Mytilida
	Orden Ostreida
	Orden Pectinida
	Orden Pteriida
Subclase Protobranchia	
	Orden Nuculanida
	Orden Nuculida
	Orden Solemyoidea
Clase Caudofoveata	
Subclase Coleoidea	
	Superorden Decabrachia
	Orden Sepiida
	Orden Sepiolida
	Orden Spirulida
	Orden Teuthida
	Superorden Octobrachia
	Orden Octopoda
	Orden Vampyromorphida
Subclase Nautiloidea	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Orden Nautilida
Clase Gastropoda
Subclase Caenogastropoda
Orden Littorinimorpha
Orden Neogastropoda
Subclase Cocculiniformia (e.g., Cocculinidae)
Subclase Heterobranchia
Orden Acochlidioidea
Orden Anaspidea
Orden Cephalaspidea
Orden Gymnosomata
Orden Hygrophila
Orden Nudibranchia
Orden Pleurobranchomorpha
Orden Runcinacea
Orden Sacoglossa
Orden Stylommatophora
Orden Systellommatophora
Orden Thecosomata
Orden Umbraculida
Subclase Neomphalina
Orden N.N. (e.g., Neomphalidae)
Subclase Neritimorpha
Orden Cycloneritimorpha
Subclase Patellogastropoda
Orden N.N. (e.g., Patellidae)
Subclase Vetigastropoda
Orden N.N. (e.g., Ataphridae)
Clase Monoplacophora
Orden Tryblidiida
Clase Polyplacophora
Orden Chitonida
Orden Lepidopleurida
Clase Scaphopoda
Orden Dentaliida
Orden Gadilida
Clase Solenogastres
Superorden Aplotegmentaria
Orden Cavibelonia
Orden Sterrofustia
Superorden Pachytegumentaria
Orden Neomeniamorpha
Orden Pholidoskepia
Phylum Nemertea

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Clase Anopla	
	Orden N.N. (e.g., Gorgonorhynchidae)
Clase Enopla	
	Orden Monostilifera
	Orden Polystilifera
Clase Paleonemertea (e.g., Carinomidae)	
Phylum Phoronida	
	Clase N.N. (e.g., Phoronis)
Phylum Platyhelminthes	
Subphylum Catenulidea	
	Orden Catenulida
Phylum Platyhelminthes	
Subphylum Rhabditophora	
	Clase Macrostromorpha
	Orden Haplopharyngida
	Orden Macrostromida
Clase Neophora	
Subclase Eulecithophora	
	Infraclase Adiaphanida
	Orden Fecampiida
	Orden Prolecithophora
	Orden Tricladida
	Infraclase Rhabdocoela
	Orden Dalytyphloplanida
	Orden Endoaxonemata
	Orden Kalyptorhynchia
Subclase Neodermata	
	Infraclase Cestoda
	Orden Amphilinidea
	Orden Bothriocephalidea
	Orden Caryophyllidea
	Orden Cyclophyllidea
	Orden Diphyllidea
	Orden Diphyllbothriidea
	Orden Gyrocotylidea
	Orden Lecanicephalidea
	Orden Litobothriidea
	Orden Proteocephalidea
	Orden Pseudophyllidea
	Orden Rhinebothriidea
	Orden Spathebothriidea
	Orden Tetrabothriidea
	Orden Tetraphyllidea
	Orden Trypanorhyncha

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Infraclase Monogenea
Orden Capsalidea
Orden Chimaericolidea
Orden Dactylogyridea
Orden Dicybothriidea
Orden Gyrodactylidea
Orden Mazocraeidea
Orden Monocotylidea
Orden Montchadskyellidea
Orden Polystomatidea
Infraclase Trematoda
Orden Aspidogastriida
Orden Diplostomida
Orden Plagiorchiida
Orden Stichocotylida
Clase Polycladidea
Orden Lecithoepitheliata
Orden Polycladida
Subclase Proseriata
Orden Proseriata
Phylum Rotifera
Clase Eurotatoria
Subclase Bdelloidea (e.g., Adinetidae)
Subclase Monogonta
Orden Golfingiiformes
Orden Sipunculiformes
INFRARREINO DEUTEROSTOMIA
Phylum Chordata
Subphylum Cephalochordata
Orden Amphioxiformes
Subphylum Urochordata
Clase Appendicularia
Orden Copelata
Clase Ascidiacea
Orden Enterogona
Orden Pleurogona
Clase Thaliacea
Orden Doliolida
Orden Pyrosomida
Orden Salpida
Subphylum Vertebrata [= Craniata]
Infraphylum Agnatha
Clase Cephalaspidomorphi
Orden Petromyzontiformes

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

Clase Myxini	Orden Myxiniformes
Infraphylum Gnathostomata	
Superclase Actinopterygii	
Clase Chondrostei	Orden Acipenseriformes
Clase Cladistei	Orden Polypteriformes
Clase Holosteii	Orden Amiiformes
	Orden Lepisosteiformes
Clase Teleostei	Orden Acanthuriformes
	Orden Albuliformes
	Orden Alepocephaliformes
	Orden Anabantiformes
	Orden Anguilliformes
	Orden Argentiniformes
	Orden Ateleopodiformes
	Orden Atheriniformes
	Orden Aulopiformes
	Orden Batrachoidiformes
	Orden Beloniformes
	Orden Beryciformes
	Orden Blenniiformes
	Orden Carangiformes
	Orden Centrarchiformes
	Orden Characiformes
	Orden Cichliformes
	Orden Cirrhitiformes
	Orden Clupeiformes
	Orden Cypriniformes
	Orden Cyprinodontiformes
	Orden Elopiformes
	Orden Ehippiformes
	Orden Ehippiformes
	Orden Esociformes
	Orden Gadiformes
	Orden Galaxiiformes
	Orden Gobiiformes
	Orden Gonorynchiformes
	Orden Gymnotiformes
	Orden Hidontiformes
	Orden Holocentriformes

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Istiophoriformes
	Orden Kurtiformes
	Orden Labriformes
	Orden Lampridiformes
	Orden Lepidogalaxiiformes
	Orden Lobotiformes
	Orden Lophiiformes
	Orden Mugiliformes
	Orden Myctophiformes
	Orden Notacanthiformes
	Orden Ophidiiformes
	Orden Osmeriformes
	Orden Osteoglossiformes
	Orden Pempheriformes
	Orden Perciformes
	Orden Percopsiformes
	Orden Pholidichthyiformes
	Orden Pleuronectiformes
	Orden Polymixiiformes
	Orden Salmoniformes
	Orden Scombriformes
	Orden Siluriformes
	Orden Spariformes
	Orden Stomiatiformes
	Orden Stylephoriformes
	Orden Synbranchiformes
	Orden Syngnathiformes
	Orden Terapontiformes
	Orden Tetraodontiformes
	Orden Uranoscopiformes
	Orden Zeiformes
	Superclase Chondrichthyes
	Clase Elasmobranchii
	Orden Carcharhiniformes
	Orden Heterodontiformes
	Orden Hexanchiformes
	Orden Lamniformes
	Orden Myliobatiformes
	Orden Orectolobiformes
	Orden Pristiformes
	Orden Pristiophoriformes
	Orden Rajiformes
	Orden Squaliformes
	Orden Squatiniformes

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Torpediniformes
Clase Holocephali	
	Orden Chimaeriformes
Superclase Sarcopterygii	
Clase Coelacanthi	
	Orden Coelacanthiformes
Clase Dipnoi	
	Orden Ceratodontiformes
	Orden Lepidosirenoformes
Superclase Tetrapoda	
Clase Amphibia	
	Orden Anura
	Orden Caudata
	Orden Gymnophiona
Clase Mammalia	
Subclase Prototheria	
	Orden Monotremata
Subclase Theria	
Infraclase Eutheria [= Placentalia]	
	Orden Afrosoricida
	Orden Artiodactyla
	Orden Carnivora
	Orden Cetacea
	Orden Chiroptera
	Orden Cingulata
	Orden Dermoptera
	Orden Erinaceomorpha
	Orden Hyracoidea
	Orden Lagomorpha
	Orden Perissodactyla
	Orden Pholidota
	Orden Pilosa
	Orden Primates
	Orden Proboscidea
	Orden Rodentia
	Orden Scandentia
	Orden Sirenia
	Orden Soricomorpha
	Orden Tubulidentata
Infraclase Metatheria [= Marsupialia]	
	Orden Dasyuromorphia
	Orden Didelphimorphia
	Orden Diprotodontia
	Orden Microbiotheria

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Notoryctemorphia
	Orden Paucituberculata
	Orden Peramelemorphia
Clase Reptilia	
Subclase Aves	
Infraclase Neognathae	
	Superorden Galloanseri
	Orden Anseriformes
	Orden Galliformes
	Superorden Neoaves
	Orden Accipitriformes
	Orden Apodiformes
	Orden Bucerotiformes
	Orden Caprimulgiformes
	Orden Cariamiformes
	Orden Charadriiformes
	Orden Ciconiiformes
	Orden Coliiformes
	Orden Columbiformes
	Orden Coraciiformes
	Orden Cuculiformes
	Orden Eurypygiformes
	Orden Falconiformes
	Orden Gaviiformes
	Orden Gruiformes
	Orden Leptosomiformes
	Orden Mesitornithiformes
	Orden Musophagiformes
	Orden Opisthocomiformes
	Orden Otidiformes
	Orden Passeriformes
	Orden Pelecaniformes
	Orden Phaethontiformes
	Orden Phoenicopteriformes
	Orden Piciformes
	Orden Podicipediformes
	Orden Procellariiformes
	Orden Psittaciformes
	Orden Pteroclidiformes
	Orden Sphenisciformes
	Orden Strigiformes
	Orden Suliformes
	Orden Trogoniformes
Infraclase Paleognathae	

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Orden Apterygiformes
	Orden Casuariiformes
	Orden Rheiformes
	Orden Struthioniformes
	Orden Tinamiformes
	Subclase Crocodylomorpha
	Orden Crocodylia
	Subclase Rhynchocephalia
	Orden Sphenodontida
	Subclase Squamata
	Orden Anguimorpha
	Orden Gekkota
	Orden Inguania
	Orden Lacertoidea
	Orden Scincoidea
	Orden Serpentes
	Subclase Testudinata
	Orden Testudines
Phylum Echinodermata	
Subphylum Asterozoa	
Clase Asteroidea	
	Orden Brisingida
	Orden Forcipulatida
	Orden Notomyotida
	Orden Paxillosida
	Orden Peripoda
	Orden Spinulosida
	Orden Valvatida
	Orden Velatida
	Clase Ophiuroidea
	Orden Euryalida
	Orden Ophiurida
Subphylum Echinozoa	
Clase Echinoidea	
Subclase Cidaroidea	
	Orden Cidaroida
Subclase Euechinoidea	
Infraclase N.N.	
	Orden Echinothurioida
Infraclase Acroechinoidea	
	Orden Aspidodiadematoida
	Orden Diadematoida
	Orden Micropygoida
	Orden Pedinoida

(Continúa)

Anexo 1. Continuación.

	Infraclase Carinacea
	Orden Arbacioida
	Orden Camarodonta
	Orden Salenioida
	Orden Stomopneustoida
	Infraclase Irregularia
	Orden Cassiduloida
	Orden Clypeasteroida
	Orden Echinolampadoida
	Orden Holasteroida
	Orden Spatangoida
	Clase Holothuroidea
	Orden N.N. (Thyone)
	Orden Apodida
	Orden Aspidochirotida
	Orden Dendrochirotida
	Orden Elasipodida
	Orden Molpadida
	Phylum Hemichordata
	Clase Enteropneusta (e.g., Harrimaniidae)
	Clase Pterobranchia
	Subclase Cephalodiscida (Cephalodiscus)
	Subclase Graptolithina
	Orden Rhabdopleurida
	Phylum Xenacoelomorpha
	Subphylum Acoelomorpha
	Clase Acoela (e.g., Diopisthoporidae)
	Clase Nemertodermatida (e.g., Nemertodermatidae)
	Subphylum Xenoturbellida
	Clase N.N. (Xenoturbellidae)

CAPÍTULO 10

EL REINO DE LAS ARTES

Antropogénesis de una Mirada

Pedro J. Rivas

Escuela de Educación, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad de Los Andes,
Mérida, Venezuela.

Correo: rivaspj12@gmail.com

*“Lo biológico ignora lo cultural.
De todo lo que el hombre ha aprendido a lo largo de los siglos
nada se ha depositado en su organismo,
nada ha pasado a su cuerpo.”*

Jean Rostand

A MODO DE INTRODUCCIÓN

La Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes arribó en marzo de 2020 al 50° Aniversario de su fundación y, en razón de tal festividad, el Grupo de Investigación en Ecología Animal del Departamento de Biología, realizó el 11, 12 y 13 de marzo las Jornadas sobre los **Reinos de la Naturaleza**.

Esta iniciativa académica requirió el concurso de un distinguido grupo de profesores especialistas de la universidad, quienes presentaron una docena de ponencias que daban cuenta de la organización los seres vivos y la materia inerte existente en el planeta azuliverde. La experiencia del evento generó los contenidos de este libro.

El presente trabajo se inscribe en esa dirección y representa un modesto aporte para su consideración y debate. Acá se presentan los primeros esbozos a mano alzada sobre las artes, observados bajo la impronta de una línea de trabajo desarrollada por autor. La antropogénesis de una mirada inspiró un atrevimiento escritural sobre las artes en el marco de una posible taxonomía. La discusión apenas comienza.

UNA PROPUESTA PARA RE-INVENTAR

Los documentos discutidos y consignados al comité organizador del evento se elaboraron a partir de una proposición *a priori* enviada a todos los ponentes participantes para conocer el contexto y la naturaleza de sus componentes. Tal clasificación de los

Reinos de la Naturaleza fue organizada linealmente a partir de once reinos que incluían **una interrogante y una propuesta: ¿Un Reino para los Virus? y las “Artes” y la “Tecnología”** estimadas como otros reinos:

Reino Mineral.

¿**Un Reino para los Virus?** (subrayado del autor)

Reino Archaea.

Reino Bacteria.

Reino Protozoa.

Reino Chromista.

Reino Fungi.

Reino Plantae.

Reino Animalia.

Reino de la Tecnología (subrayado del autor)

Reino de las Artes (subrayado el autor)

Esta clasificación se ilustra en la Figura 1:



Figura 1. La Naturaleza y sus Reinos. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

De tal ordenación podrían desprenderse las siguientes acotaciones:

Un científico de las ciencias experimentales observaría dos aspectos importantes. Se detendría en la interrogante que surge al otorgársele (o no) a los virus el estatuto de reino de la naturaleza. También notaría el carácter de reinos concedidos a la tecnología y a las artes, siendo que estos terrenos del saber y del conocimiento se ubican en la dimensión de la cultura.

En nuestro caso, el arte tal como es conocido y admitido formalmente se conjuga a partir de la impronta occidental en la fecundada tradición grecorromana, el pensamiento renacentista de las Bellas Artes, la influencia del pensamiento filosófico de los siglos XVII y XVIII y las nuevas costumbres de la insurgencia de la burguesía por hacerse de un tipo de arte cosificado por la moda del coleccionismo, las novedades y las rarezas de lo exhibido. La impronta de los valores de la cultura dominante siempre estará presente.

Esta es la influencia que priva en el pensamiento académico, en los sistemas de representación escolar y en el imaginario popular.

El referente clasificatorio que nos llegó en la propuesta en referencia incorpora a las artes como un reino de la naturaleza al igual que las bacterias, los hongos o los animales, a sabiendas que la epistemología y los valores que dan esencia a las artes pertenecen a los campos de las ciencias humanísticas y sociales.

No obstante, haber aceptado el reto del Grupo de Investigación en Ecología Animal del Departamento de Biología, implicaba asumir el compromiso de darle al arte una mirada taxonómica desde otra perspectiva, sin temer la opinión de los teóricos, didácticos y críticos del arte. Solo nos movería el deseo de interpretar la invitación de los proponentes **de los Reinos de la Naturaleza, “pensando que con este esfuerzo educacional y de difusión contribuiremos a un mejor entendimiento de la naturaleza y de la humanidad”¹**.

Invitar es un acto que brinda acogida y reconocimiento al otro y al que se agradece, pero hacer posible la propuesta en referencia, va más allá de las intenciones y los deseos de los involucrados, dado que los cimientos epistémicos y valorativos que dan **corpus** al arte **están fundados en un terreno muy fangoso que da existencia al “fenómeno humano”** como califica el filósofo, teólogo y arqueólogo francés Teilhard de Chardin al ***Homo sapiens***.

EL PUNTO DE LA PALANCA

Iniciamos este capítulo del libro considerando algunas atenciones señaladas por filósofos, pensadores y conocedores del arte, sin omitir que el arte es un producto de la cultura, cuyo haber histórico muestra la producción material e intangible de las diferentes épocas que le ha tocado vivir al ***Homo sapiens***.

Este trayecto es propicio para observar el arte en sus múltiples manifestaciones, las escalas axiológicas que subyacen en sus significaciones, las diversas interpretaciones históricas. Y en este orden es importante saber quiénes determinan y certifican qué es el arte frente a la artesanía o la calificación que designa el carácter de artistas o artesanos, así como qué determina un trabajo calificativo de noble frente al vulgar, según sea la perspectiva política que organiza y clasifica los estamentos sociales y el mundo del trabajo.

¹Fragmento del oficio del Prof. Jaime Péfaur, Coordinador y Promotor de las Jornadas sobre los Reinos de la Naturaleza celebradas los días 11, 12 y 13 de marzo de 2020, en conmemoración del 50° Aniversario de la fundación de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes.

De estas interrogantes dan cuenta las civilizaciones humanas acontecidas en la prehistoria, la antigüedad sumeria, egipcia, india, griega, americana con los mayas, incas y aztecas hasta nuestros días.

Este capítulo del libro da suma importancia a la filogenia humana que testifica la evolución de un animal trasmutado por el entorno ecológico y sus condiciones ambientales, a la vez que se transformaba así mismo y en colectivo, a lo largo de millones de años. Este proceso de desarrollo tiene el particular atributo de haber sido la única criatura animal que ha sido capaz de transformar –para bien o para mal– el medio natural o hábitat de procedencia y su realidad eco-existencial.

En consecuencia, este aparte ofrecerá el eje onto-epistemológico de esta narración por ser la coordenada que ubica el arte en el contexto de la cultura y, por ende, de la educación entendida como el proceso encargado de brindarle a este animal, en permanente evolución, las condiciones para desarrollar su naturaleza bio-psico-social-cultural-cultural-ecológica-espiritual que decante en humanidad.

La Figura 2 replantea el esbozo taxonómico sugerido y propone para la discusión otra variante organizativa que la clasificaría a la naturaleza a partir de tres dominios: el de los seres vivos, el mineral y el de la cultura, cada uno con sus respectivos reinos.



Figura 2. La Naturaleza y sus dominios. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Ello daría mayor sustentabilidad conceptual y evitaría los fórceps epistémicos presentes en la propuesta original de la organización del evento.

Esta taxonomía ofrece la particularidad de ubicar al ser humano como integrante del Reino Animalia y protagonista de los Reinos de las Artes y de la Tecnología, es decir, el actor fundamental del Dominio de la Cultura.

EL SER HUMANO EN CONTEXTO

El ser humano es pues creación de la naturaleza y efecto directo de la cultura y la sociedad, razón por la que Hegel (1991) define al “**hombre**” como el **único animal al que se le adscriben dos nacimientos**. El primero de orden biológico y el segundo, de carácter **cultural, que le sustancia y da forma inmediata**. El hombre, dice Hegel, “*debe nacer dos veces, en cuanto natural y en cuanto espiritual*” y sobre la formación humana señala que “*el educar a los niños para ser personas autónomas debe ser considerado como “el segundo nacimiento de los niños”*”.

La transformación homínida a lo largo del tiempo evolutivo ubica a eso que hoy llamamos arte de una manera muy diferente, se manifestará en la utilidad material y práctica del día a día y en la cosmogonía del misterio de un mundo que se va dejando conocer y comprender, en tanto la naturaleza humana en ciernes transita y ocupa nuevos y disímiles dominios territoriales.

La migración expansionista de la especie humana por el planeta implicaba adaptación a nuevas y adversas condiciones de vida al experimento de la naturaleza, resolución de problemas y asimilación de procesos significativos que iban incrementando la cognición y su espiritualidad al maravillarse por lo sorprendente de lo nuevo, siempre desconocido.

Mientras el *Homo* primitivo más conoce su medio ecológico, su naturaleza existencial va requiriendo nuevas explicaciones sobre una realidad que se va construyendo a partir de su limitado y estrecho conocer que progresivamente se expande en experiencia y saber. Esta dinámica va generando pequeños legados epistémicos construidos con base a un trabajo colectivo, a prácticas imitativas de su cotidianidad y a una herencia testimonial oralista cuyos saberes y conocimientos se multiplicarán con la invención de la escritura sin que desapareciese la oralidad como legado natural de su desarrollo humano.

La oralidad es un proceso más natural, mientras la escritura es un trabajo intelectual más complejo que igualmente debe ser aprendida y cuya convencionalidad requiere, casi siempre, de un tercero. La escritura es una expresión comunicacional más artificial y, por ende, susceptible de enseñarse por vía mediática o vicaria.

Recuérdese que las nuevas percepciones y experiencias significativas de los sujetos aprendientes se van registrando y archivando en la memoria de un cerebro que ensaya un crecimiento a la medida de un homínido en plena construcción a través del transcurrir histórico de un proceso de bipedación, cerebración y desarrollo especializado de la mano, el pie y un cuerpo.

La consecuencia de ello derivaría en nuevas posiciones y posturas del cuerpo gracias a una novedosa plasticidad que le permitirá ir conformándose en una nueva especie animal definida por las singularidades de un pensamiento espacio-temporal, las inteligencias senso-perceptivas y volitivas, el desarrollo del lenguaje y la impronta espiritual que anima su existencia presente y por-venir.

De esta caracterización queda la nota metafísica prima de Aristóteles de haber organizado por primera vez las entidades vivas de la naturaleza en dos grandes reinos: **vegetal y animal. El primer reino, caracterizado por tener “alma vegetativa”**, que le daba capacidad de reproducción, crecimiento y nutrición. Mientras al reino animal (anaima y enaima) (Aristóteles, 1994), le asignaba el "alma sensitiva": la percepción, el deseo y el movimiento, además de las funciones de reproducción, crecimiento y alimentación.

Es acá donde se puede ir localizando las primeras manifestaciones proto-educativas del ***Homo sapiens*** que darán esencia a los relatos sobre la educación, como un proceso de domesticación, transformación o iluminación humana, así como de la constitución gradual del pensamiento y de la acción; de la filosofía, la política, la ciencia, la tecnología y el arte, entre otros que definen el dominio de la cultura.

Este es el efecto de un animal bípedo que hace 6 ó 7 millones de años continuó su proceso evolutivo hacia la gestación de una nueva naturaleza constituida por la interacción transformadora de unos ámbitos de carácter ecológico, biológico, psicológico, social, cultural y espiritual que le diferenciará de sus ancestros primates antropomorfos y, a la vez, de sus pares homínidos contemporáneos, tal como se ilustra en la Figura 3.



Figura 3. Naturaleza del *Homo sapiens*. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Alcanzar esa múltiple condición humana convertiría al simio cuadrumano en la última especie viva del género ***Homo*** sobre el planeta verde.

Este ejercicio reflexivo nos invita a realizar una breve andanza por la filogenia de las artes, desde la mirada del autor, buscando una línea de sintonía con la propuesta del Grupo de Investigación en Ecología Animal del Departamento de Biología y, a la vez, intentando localizar una conexión primigenia con los saberes parentales del espectro de las artes hoy conocida.

El Significado del *Homo ars*

Quizás una de las tareas epistémicas más difíciles es concordar una definición sobre el arte en medio de las significaciones convencionalmente admitidas y unas prácticas sociales que le reafirman.

Arribar a una reflexión teórica que defina y organice los “reinos de las artes” pasa por entender el arte como una resultante cultural re-significable, a través de los diversos contextos eco-socio-histórico-económicos que le han conceptualizado y materializado.

Esta particularidad teórica nacida de su fermento histórico la hace relativamente compleja porque el arte tal como hoy se conoce es una preocupación reciente, apenas agendada por el surgimiento del Renacimiento al re-crear-se en el esplendor cultural del pensamiento y la cultura griega y latina que impactó el florecimiento de ciudades-estado mediterráneas de Sicilia, Siena, Florencia, Venecia y Ragusa².

Igual consideración agrega al interés mostrado por la antropología y la arqueología, nacidas en el marco de las ciencias positivistas y las políticas de expansión del colonialismo europeo en África, medio Oriente y Eurasia. Sin olvidar, el efecto científico que generó en el mundo laico y religioso la publicación de las teorías evolucionistas de Lamarck y Darwin en el siglo XIX.

Read (1956) al respecto de ello señala que “la idealidad va cambiando, de pueblo en pueblo, de edad en edad, por lo tanto, el arte va tomando otros valores hasta que toma el valor del uso también”.

Gombrich (1993) afirma que el arte no existe, lo que existen son visiones gremializadas, catalogadas en un orden para darle el significado de una convencionalidad cuya duración tendrá una vigencia axiológica que la hará más duradera, en tanto disfrute del certificado de una tradición (Diccionario de Teoría Crítica y Estudios Culturales, 2002).

El *Homo ars* o *sapiens ars*

Esta peculiaridad se hace interesante porque el arte se encuentra esencialmente vinculado a un creador terrenal que se ha venido construyendo en un proceso de perfectibilidad inacabable a lo largo del tiempo y de los espacios recorridos en la fragua de una humanidad no programada por nadie, ni conocida ex profeso.

La intencionalidad se da a partir del momento en que esta criatura *sapiens* dotada de una inteligencia especial descubriera la importancia y el valor que tenían el saber y la ignorancia, el poder y la dominación para el beneficio de sí y los suyos (Rivas, 2018).

Este animal constructor de su existencia cultural ha sido desde tiempos ancestrales maestro de sí y del otro y, a la vez, escuela por legado imitativo, por acción y por efecto testimonial a través del lenguaje (oral y escrito).

² Ciudad-estado de Ragusa, hoy Dubrovnik, al sur de Croacia frente del mar Adriático, entre otras.

Allí reside la significación ontológica de un animal singularísimo que, a medida que se perfecciona y toma conciencia de sí, se encuentra con la paradójica situación de no poder alcanzar el justo medio que exige la prudencia (en el sentido que daban los griegos a la sabiduría), para conducirse con sigilo entre tener la mesura y la sensatez para detener sus **impulsos de poder, conquista y destrucción que le generan “el deseo y la voluntad”**.

Esta última consideración en el marco de este trabajo, es la responsable de generar en la especie humana una ambición indetenible por querer ser lo que no es (*Homo deus*), de desear tener más de lo que necesita (*Homo gula*) y de desarrollar una voracidad incontrolable por conquistar para su provecho y disfrute de los suyos todo aquello que no le pertenece (*Homo dominium*), lo cual le llevará a su propia destrucción por ser lobo de sus propias ovejas y de sus congéneres (*Homo lupus*).

Esta situación ilustrada por Hobbes asegura que el lobo y el hombre tienen un parentesco animal en primer grado. Los hombres luchan entre sí como lobos y si se les deja sueltos, o sea, en estado natural se destruirán inevitablemente; por lo tanto, es necesario atarlos al yugo de un poder ajeno que se constituye en un soberano por delegación (Hobbes, 1994).

Esta desmedida avaricia y violencia que engendra el poder la ha desarrollado gradualmente a lo largo de su vida, incluso en la víspera de su fallecimiento ha creído necesario aprovisionarse para realizar un largo viaje que le habrá de garantizar una cómoda y lujosa estancia *postmortem*, suerte de espejo que replica la ostentación y el poder terrenal detentado en vida.

Tal realidad es revelada por los estudios derivados de las excavaciones arqueológicas realizadas en las tumbas de los faraones y reyes en las pirámides de Egipto, en los nichos y sepulturas funerarias de los monarcas aztecas, mayas e incas, en los monumentos funerarios y religiosos de la India, la China milenaria, las catedrales e iglesias medioevales, los palacios de los sultanes árabes y en las suntuosas mansiones de los ricos y famosos de hoy.

En este orden son emblemáticos los casos de las riquezas halladas en la tumba del faraón Tutankhamón, donde solo su máscara funeraria dejaba sentir la aseveración religiosa de que **“el oro es de la piel de los dioses”** (Schulz y Seidel, 1997).

Igual caso refiere la impresionante tumba del rey chino Qin, de la dinastía Qin Shi Huang (210-209 a.C), quien fuera enterrado con sus esposas, hombres de confianza, servidumbre, armas, alimentos, utensilios de la cotidianidad y su impresionante ejército de 8000 figuras de guerreros y caballos de terracota a tamaño real encontrados bajo tierra.

Y el lujoso palacio de Versalles, residencia llena de ostentación de Luis XIV, llamado el Rey Sol por derecho divino, que desde 1785 fue convertido en el centro político, económico y artístico de la nación francesa del siglo XVII. Esta majestuosa edificación llegó a albergar a 20000 personas pertenecientes a la nobleza real, aristocracia y funcionarios de gobierno. El estilo de vida allí y el doquier de la suntuosidad artística de la época establecida en sus ambientes y jardines contenían la paradoja de lo impensable al punto que Voltaire, hospedado en alguna ocasión, dijese que su habitación del palacio era **“el**

*agujero de mierda con peor olor en todo Versalles*³. Hedor y perfume, dos aspectos sensoriales de la bio-química y la cultura.

Ilustro tres casos emblemáticos de cientos existentes a lo largo de la civilización humana cargados de insensateces, cosificación artística y espectáculos pomposos de sujetos ungidos por la vanidad, la egolatría y la gula de protagonismo.

Esta tradición que da el poder sería aplicable hoy al disfrute de los millonarios y famosos que hacen alarde de riqueza, ostentación y delicadeza al exhibir alhajas carísimas y obras de arte certificadas compradas en las selectas subastas públicas o privadas **acreditadas por las casas Sotheby's, Christie's, Bonhams, Phillips de Pury & Company y Galería Dorotheum de Viena**, consideradas por el mercado como las más importantes del mundo (Larrazábal, 2019). Igual ocurre con la adquisición de obras de arte robadas o falsificadas en el mundo del contrabando.

La adquisición de tales obras se exhibe en los palacetes residenciales de los ricos y famosos, cuyas paredes y salas hacen gala de pompa y suntuosidad. Las bóvedas secretas de alta seguridad de algunas residencias dan cuenta de tan extrovertidos deleites del llamado buen gusto por las bellas artes o por piezas únicas e inestimables de valor arqueológico, buena parte de ellas extraídas ilegalmente o que circulan en el exitoso mundo del contrabando.

Igual nota se haría extensiva a los famosos museos del arte de Londres, París, Madrid, Berlín y ciudad de México, entre otros, sin dejar por fuera el patrimonio artístico localizado en el Vaticano que es un singular museo viviente de la fastuosidad monacopapal.

Acá en este punto se encuentra una línea primigenia del arte vinculada a los relatos mágico-religiosos ancestrales y su simbolismo hasta su cosificación, en especial observada en la expresión de mercancía reestrenada en los diferentes escenarios ecoplanetarios de la ciudad.

A propósito de esta última consideración, Pablo Picasso solía decir que “un pintor es un hombre que pinta lo que vende, un artista es un hombre que vende lo que pinta” y Salvador Dalí afirmaba que “el hecho de que yo no entiendo lo que significan mis pinturas mientras las estoy pintando no implica que carezcan de sentido”.

En síntesis, lo valioso de este planteamiento, es ver la gestación del arte a partir de sus diferentes momentos y expresiones históricas. Por ello, es necesario establecer un punto de referencia para iniciar una mirada retrospectiva que le dé sentido al referente principal de estas reflexiones concretadas en el *Homo ars* o “sujeto que crea la obra, en el producto generado y en quienes la ven, utilizan, disfrutan su contemplación y se benefician” (Muñoz, 2006).

³Véase la reseña sobre el “lujo, ostentación y hedor en el palacio de Versalles”. En: <https://www.lavanguardia.com/historiayvida/historia-contemporanea/20200125/473099856287/mal-olor-palacio-versalles-luis.html>

Este hito histórico se encuentra a lo largo del paraje evolutivo de un primate que venía evolucionando progresivamente a lo largo de millones de años y en cuyo ínterin se produce un salto cualitativo que le separó significativamente de sus ancestros. Dussel (1984), señala al respecto que *“llegó el momento en la evolución de la vida en el que el phylum de los primates antropomorfos se bifurcó en dos phyla: el de los póngidos y el Phylum de los homínidos. Se entiende a los póngidos como los orangutanes, gorilas, gibones y, al más cercano de ellos a nuestra especie, el chimpancé”* (Figura 4).

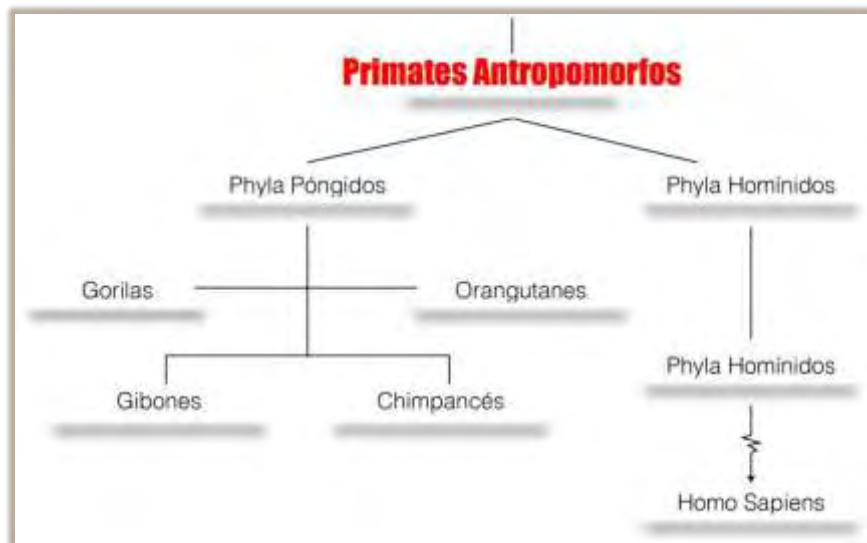


Figura 4. El primate antropomorfo. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Este singular proceso evolutivo se denomina hominización o escenario de aparición de la especie humana en el planeta, que da cuenta de la metamorfosis anatómico-fisiológica de un primate salido de una rama ancestral antropoide, que se desarrolla hasta nuestros días en la concreción del *Homo sapiens* moderno, conquistador y colonizador de todos los espacios del planeta a lo largo de los últimos 40.000 años. No contento con su territorio, ambiciona conquistar el espacio sideral.

Este trayecto hominizador presente en la civilización humana es comprensible a la luz de dos procesos sustancialmente interconectados e imprescindibles: la **socialización** y la **culturización**. La triangulación de estos tres procesos fue responsable del nacimiento de un animal singularísimo que lleva consigo dos cargas fundamentales, una biológica y la otra cultural, cuya naturaleza pensante, sabia y transformadora tiene asignado un lugar en el “Reino Animalia”. Allí se le designa con el nombre científico de *Homo sapiens* y sociológicamente se la califica como el “*ser humano*”. Aristóteles (384-322 AC) le llamó el *Homo politikon* (Aristóteles, 1998).

La complejidad de esta criatura se hace posible estudiarla a través de un enfoque interdisciplinario que dé cabida a las diversas miradas que proporciona la filosofía, la biología, la genética, la arqueología, la antropología física y humana, la geo-cronología, la sociología y la lingüística, entre otras.

En este sentido, definir el arte y organizarlo en una suerte de taxonomía como la exigida para redactar este capítulo le exige al autor saber ¿quién es su creador?, ¿cómo es su ser? y ¿qué haceres y saberes le ha ido forjando a través el tiempo y el espacio?

Estas interrogantes generan los espacios de reflexión y discusión donde la filosofía abone el pensamiento conceptual, para que la educación pueda continuar realizando el trabajo de humanizar al animal que nos acompañará indefectiblemente hasta el final de la especie *Homo sapiens* sobre el planeta.

Todos los seres vivos nacen y mueren en un ciclo permanente e inalterable, empero el ser humano es la única criatura que nace biológicamente animal y muere como un animal cultural. Esa la misión histórica de la educación: transformar nuestra condición animal y hacernos humanos. La Figura 5 da cuenta de este *fenómeno humano*.



Figura 5. El proceso de la educación del primate. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

La historia del arte es, por tanto, un reflejo de la evolución humana y de la génesis del pensamiento y las acciones de una especie animal que continúa evolucionando y, por tanto, encontrado en estado permanente de incomplitud e imperfección y a quien le es imposible vivir fuera de sus nichos naturales y culturales, igualmente cambiantes, y en especial de la grey que le acoge, protege y educará hasta su último aliento de vida sobre el planeta.

El acceso al conocimiento le generó al animal *Homo sapiens* una paradoja muy particular, que puede notar en la tranquilidad del otoño o en la vivacidad del colorido primaveral y es la imposibilidad de conocer el estado final de su perfectibilidad y, por tanto, el de su obra.

EL SINUOSO Y COMPLEJO CONCEPTO DE ARTE

La pretensión de este aparte no es hacer historia del concepto de arte, sino de interrogar el significado desprendido de algunas visiones autorales sobre las concepciones epocales prevalecientes en la historia de la humanidad y cómo hoy es entendida.

El arte se encuentra vinculado a nuestra existencia humana desde tiempos inmemoriales y se comporta como una actividad y una expresión esencial. El arte es algo que no puede ser encerrado dentro de una definición o limitada por una mirada global que pretenda explicar su totalidad. Tampoco se espera que encontremos una definición que descubra su esencia, pues sabemos que el arte es una expresión culturalmente multiforme, entidad inapreciable y muy compleja.

Se trata entonces de partir de una serie de consideraciones sobre el arte, que permitan encontrar una red de relaciones matriciales que ayuden a visualizar una posible ordenación filogenética, en atención al propósito que originó este capítulo.

En efecto, utilizaremos algunos aportes autorales para facilitar el alcance de las miradas y perspectivas allí contenidos.

La auscultación de estas referencias observa una línea conductora del pensamiento sobre el arte en la visión occidental, intentando subrayar aspectos antro-po-socio-culturales y políticos valiosos para intentar entender la polisemia y el sincretismo propio del arte.

El Diccionario de la Lengua Española al definir el **arte** indica su etimología latina de *ars, artis*; y en sus dos primeras acepciones indica que “*es la virtud, disposición y habilidad para hacer una cosa*”, así como el “*acto o la facultad mediante los cuales, valiéndose de la materia, de la imagen o del sonido, imita o expresa el hombre lo material o lo inmaterial, y crea copiando o fantaseando*”.

En su cuarta acepción considera que es el “*conjunto de preceptos y reglas necesarios para hacer bien las cosas*”.

Y la acepción catorce, se explyea en consideraciones generales de las que subrayo las referidas a las siguientes designaciones: **Bella:** como “*cualquiera de las que tiene como objeto destacar la belleza*”. De ordinario tal designación se daba a “*la pintura, la escultura, la arquitectura y la música*”, lo que más adelante se denominaría Bellas Artes. **Mecánica:** para referirse a “*cualquiera de aquellas que principalmente se necesite el trabajo manual de máquinas*”. **Liberal:** para referirse a “*cualquiera de las que principalmente requerían del ejercicio del entendimiento*”. Refiere entonces a “*cada una de las disciplinas que componían el trivio y el cuadrivio*” (RAE, 1997).

En la antigüedad Aristóteles caracterizaba el arte como aquello provisto de orden, simetría y determinación, y Capelletti (2000) define al arte en Aristóteles como *“la modificación de la naturaleza (los entes naturales) para obtener de ella utilidad, beneficio o placer y agrado”*, así como satisfacer necesidades. Así pues, para Aristóteles, las artes “productivas y de la *téjne*”, consideran actividades propias de su género a la arquitectura, la medicina, la metalurgia, igual que a la música, la poesía, la escultura, la pintura y la danza.

Es la *“tekné”* aristotélica, la adecuación a la función es belleza. No obstante, para Plotino, su interlocutor, el carácter simétrico de la obra era cuestionable en tanto causa de belleza, pues existen entes simples bellos y existen cosas compuestas (simétricas) feas (Capeletti, 2000).

Por su parte, Montoya (1993) señala que para Aristóteles el arte era *mimesis creativa*, una idealización de la naturaleza, en especial la del hombre y sus acciones. El tipo de arte clásico se inspira en arquetipos que imitan el orden (*Kosmos*), perfectos e ideales de la humanidad. Aristóteles señala algunas diferencias esenciales entre las ciencias: teóricas, prácticas y productivas. En estas últimas, el principio del movimiento reside en el que realiza la acción conductual (ciencias del *pratein* o de la conducta) y en aquel que realiza la obra de arte, en el creador.

En la Metafísica, Aristóteles *“está plenamente consciente de que las cosas bellas suscitan sensaciones placenteras y que las artes que producen esas cosas buscan, las más de las veces, provocar el placer en el espectador, pero ellos no hacen depender la belleza de esas cosas de nuestros sentimientos y placeres”*.

En este sentido, la palabra **estética** no es pues un enunciado neutral que pudiera ser aplicado sin reparos a cualquier cosa bella, a una estatua griega, a un edificio maya o a una catedral gótica, sino ella porta esa interpretación moderna de lo bello, según la cual éste no es más que el objeto de nuestras sensaciones, sentimientos y vivencias; y no es nada sin ellas. En tanto que para los antiguos griegos las cosas bellas son tales porque ellas en sí mismas tienen una naturaleza peculiar.

Específicamente en Aristóteles, según Montoya (1993), las artes son consideradas como aquellas actividades dirigidas a extraer utilidad, obtener placer o satisfacer necesidades. La Medicina y la Gimnasia, por ejemplo, aparecen como ciencias “productivas”, ciencias de la *poiésis*. Esta palabra toma en Aristóteles significaciones de creación y producción.

Shiner (2010) nos convoca a cuestionar lo que hemos dado por sentado en el campo del arte y a considerar que la invención del arte ocurrió entre los siglos XVII y XVIII, tras su gradual separación de los oficios artesanales y el surgimiento del hábito de coleccionar objetos exóticos por parte de la aristocracia europea.

En su planteamiento Shiner (2010) retorna a *“la noción de arte derivada del griego techné y del latín ars, términos que se refieren a cualquier habilidad humana, ya sea montar a caballo, escribir versos, remendar zapatos, pintar vasijas o gobernar”*.

Los griegos, afirma, no tenían una palabra para el arte en el sentido que lo conocemos desde hace dos siglos atrás. Luego, las palabras *techné* y *ars* aluden, antes que nada, a la capacidad humana de hacer y ejecutar algo con destreza, es decir bien.

En esta dirección, Shiner (2010) destaca que, para los antiguos modos de pensar, lo opuesto al arte era la naturaleza y no la artesanía. En este aspecto, la categoría de las bellas artes no existía antes del siglo XVIII. Bajo el antiguo sistema del arte, no había ni artesanos ni artistas tal y como hoy en día se entienden estos conceptos. La mayor parte de lo que se consideraba como arte griego o romano estaba firmemente asentado en contextos sociales, políticos, religiosos y prácticos, es decir, lo que se hacía en términos de pintura, escultura, danza, teatro, tenía una función social muy bien establecida.

El arte era una noción virtualmente desconocida, no había un verdadero mercado del arte y tampoco coleccionistas, dado que todo el arte poseía una función muy marcada (educar, adornar, para rituales y las necesidades de la vida cotidiana). Desde la perspectiva de Shiner (2010), los artistas proveían mercancías tal y como lo hacían los zapateros o tapiceros, no existía una diferencia social entre ellos.

Para este capítulo es interesante destacar tales significaciones comparadas con las expresiones ancestrales de lo que hoy se denomina arte.

Muñoz (2006) indica que la filosofía genera una reflexión que ubica al arte en un cruce direccional que localiza la dimensión subjetiva (el artista), la dimensión objetiva (la realidad), la conjunción entre ambas (la creación) y el resultado (la obra de arte). Esta consideración encuentra cinco cuestiones fundamentales del arte: la necesidad del arte, el artista, su mundo, el proceso creador y la obra.

Por su parte, Read (1956) en su obra *El significado del arte*, señala que la palabra "arte" **se halla asociada con aquellas artes distinguidas como "plásticas" o "visuales". No obstante, el arte lo define sencillamente como “un ensayo creador de formas agradables”,** sabiendo que lo más importante para todos los artistas es que tienen el mismo propósito, **el deseo de agradar. En tanto “las formas satisfacen nuestro sentido de belleza...y tal sentido de belleza queda satisfecho cuando podemos apreciar una cantidad o armonía de relación formal con nuestras percepciones sensoriales”.**

El arte y su teoría, dice Read, debe empezar con la suposición de que “el hombre responde a la forma y a la superficie, a la masa de las cosas percibidas por sus sentidos, y que ciertos aspectos en la proporción de la forma, la superficie y la masa de las cosas, se traducen en una deleitosa sensación, mientras que la falta de esos aspectos provoca indiferencia o un positivo malestar y hasta disgusto. El sentido de las relaciones agradables es el sentido de belleza; lo opuesto es el sentido de fealdad”.

Read acá incorpora un elemento valorativo importante, que “lo hermoso y lo antibello o feo en todos los objetos del arte pueden considerarse legítimamente como obras de arte”. La belleza indica que “la meramente física (la belleza es una unidad de relación formal entre nuestras percepciones sensoriales), es la única esencial”. Se afianza en la relatividad del término belleza al desligarla como igual al arte. El arte –insiste– “no tiene

una relación necesaria con la belleza. Esa expresión de belleza viene establecida por los griegos y continuado por la tradición clásica europea”.

Igualmente afirma que lo bello en el curso de la historia es un fenómeno variable, con manifestaciones inciertas, y a menudo engañosas. *“El arte incluye todas esas manifestaciones, y la prueba, para un estudioso serio del arte, consiste en que, sea cual fuere su propio concepto de lo bello, está dispuesto a admitir en el reino del arte⁴ las manifestaciones genuinas de ese concepto en otras gentes y otras épocas”.*

Consecuencia de esta apreciación obliga a no dar por sentado que “todo lo bello es arte, o que todo arte es bello, que lo que no es bello no es arte, y que la fealdad es la negación del arte”. Para Read *“la teoría del arte puede muy bien concebirse sin la palabra belleza”.*

La belleza suele definirse sencillamente como aquello que da placer; y así tendría que admitirse que comer, oler y otras sensaciones físicas pueden considerarse como arte.

En esta dirección de pensamiento entrarían a formar parte del arte: la actividad culinaria, la perfumería, la moda, el baile, etc. Es importante destacar que en la concepción anarquista del arte lo que priva no es necesariamente, ni la belleza ni el placer, sino la creación productiva sin más: creación y técnica (*póiesis y tekhné*) (Capeletti, 1985).

Para Read (1956) el significado del arte y su idealidad va cambiando de pueblo en pueblo, de edad en edad y, por lo tanto, adquiriendo otros valores hasta que finalmente toma el valor del uso también. Por eso se dan creaciones artísticas que no necesariamente son bellas.

Una conclusión histórica importante derivada de su pensamiento es que...”no podemos decir que el arte primitivo sea una forma de belleza inferior a la griega pues, aunque represente un nivel de civilización más bajo, puede expresar un instinto de la forma igual o quizás más fino”.

El arte de un período es típico solamente mientras aprendemos a distinguir entre los elementos de forma, que son universales, y los elementos de expresión, que son temporales.

YO SOY EL ARTE

En este capítulo hemos definido el arte en la perspectiva de un sujeto que hace la obra y la re-significa por su utilidad inmediata, en tanto la hace intercambiable con otros objetos o servicios entre sus pares y vecinos primigenios o actuales. Y en tal sentido, al arte le es propio considerar la sensibilidad y el sentimiento como inmanente a la condición de un ser biológico en evolución permanente que, a la vez, se re-inventa en su condición de sujeto social que estrena y desarrolla el sentido trascendental de la espiritualidad.

Esta circunstancia es estrictamente humana, propia de un homínido *sapiens* en reinención constante y convertido, que lo hace ser el único animal que trasciende la historia de un individuo perteneciente a una especie, que solo puede estar y vivir en

⁴El reino de las artes es una frase dicha por Read fuera del contexto de este capítulo.

sociedad trasvasada por la cultura. Este fenómeno es el encargado de fraguarle su condición humana desde antes de su nacimiento, en el alumbramiento de su vida y a lo largo de su existencia terrenal. Tal carácter, inmanente a su singular naturaleza animal en evolución permanente, le encarna su espiritualidad y le posibilita trascender individual y socialmente.

En esta forja de espiritualidad y razón se destaca el concepto de “inspiración” que hizo posible la producción de su “primera obra”, para dar inicio a la génesis cultural de nuestra historia. Tal hito fue posible en uno de nuestros antepasados más lejano, el *Homo habilis*, que existió hace más de tres millones de años. Su aporte cimero fue la creación de la herramienta a partir de la transformación de la piedra que parte y corta, y la rama larga o corta como extensión de nuestros brazos. Esta invención fue determinante en el desarrollo del cerebro al permitir agudizar los sentidos, aumentar la capacidad de ingenio y atreverse a ampliar los campos de su acción.

El sentido de la utilidad práctica en el *Homo* antiguo, la simbolización del instrumento y el agradecimiento a la naturaleza por suministrarle el sustento existencial requerido por el cuerpo que le aloja y al de los suyos, fueron creando el lugar antropológico para que se fuera gestando el arte como una totalidad vinculada a su cotidianidad.

Nuestro cuerpo posee una estructura anatomo-fisiológica, que replica la bioquímica de la naturaleza y funciona como una maravillosa fuente sensorial de disfrute y placer, para permitir el funcionamiento de los instintos de reproducción del individuo y la conservación de la especie. Esta particularidad convierte al cuerpo en una entidad biológica productora de arte y, en consecuencia, de disfrute. Los órganos de los sentidos físicos representan el medio de contacto primario con la naturaleza y funcionan como sensores, receptores y transmisores de estímulos del medio al cerebro (Figura 6).



Figura 6. La biología humana es el arte. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Al revisar detenidamente en el artista español Salvador Dalí los rostros de su inclinación surrealista y la expresión de su cuerda locura, encontramos afinidad con esta línea de reflexión. En su fraseología universalizada encontramos un pensamiento totalizante, que va más allá de sus extravagancias e ironías que le caracterizaron y le hicieron un personaje atípicamente incomparable al afirmar que él era el surrealismo, tal como lo señalaban los medios de comunicación de la época y la literatura sobre él escrita y presente en una abundante y variada epigrafía^{5xxx}.

“¿Dónde está lo real? Toda apariencia es falaz, la superficie visible es engañosa. Miro mi mano. Son nervios, músculos, huesos. Profundicemos más: son las moléculas y los ácidos”.

“El mal gusto es creativo. Es el dominio de la biología sobre la inteligencia”.

“El hombre no puede cambiar ni escapar de su tiempo. El ojo ve el presente y el futuro”.

“Sin mí no hay arte”.

“No hay nada más surrealista que la realidad”.

Estas consideraciones de Dalí nos plantean una visión del arte muy particular que podría sintetizarse en la frase **Yo soy el Arte**, y en la derivación contextual de una obra que va más allá de la pieza producida. Esta es la perspectiva del *Homo ars*.

En la búsqueda de una filogenia que dé anclaje al arte, se localiza en el *Homo* ancestral el valor sagrado por todo aquello que le ofrece significado y, análogamente, lo misterioso encuentra sentido en su reflexión e interés frente a su incompreensión. Tal situación le impulsaría a buscar y dar explicaciones cada vez más elaboradas y pertinentes en el contexto de su saber, experiencia e intereses.

Mientras lo enigmático conserve el sentido de inexpugnable, lo asignará a un campo **desconocido y “mágico” que se cultivará y conservará mucho, más si es adosado a la cultura del poder político**, lo cual lo convertirá en uno de los fundamentos más importantes de dominación de los gobiernos ancestrales tribales, teocráticos e imperiales conocidos en el mundo.

El hombre paleolítico le concederá a los fenómenos de la naturaleza (el sol, la tierra y su fertilidad, la lluvia, la luna, el relámpago, el trueno, etc.) un carácter de deidad, con el fin que le protegiese y diera el fruto de su alimentación.

Estas divinidades posteriormente fueron transferidas al mundo antropológico, que encarnaría una minoría de individuos con acceso al conocimiento fundamental del animal *sapiens* en proceso de auto/domesticación y al servicio del poder tribal.

De ello da cuenta el significado del sol como centro universal de su cosmogonía, origen de la luz y del día, por tanto, padre y deidad inculcable observado en todas las religiones animistas.

⁵Véase <https://www.frases.net/frases-de-dali-208.html>

El reinado del faraón Ramsés II (año 1979 a.C.) ofrece al respecto una de las referencias más emblemáticas. El Valle de los Faraones en la ciudad de Tebas mostraba el complejo religioso de Karnak, donde se localizaba la sede del santuario principal del reino del dios Amón Ra, que disponía de 70.000 sacerdotes para la atención al templo, sus dependencias **externas y fincas. Esta estructura sacerdotal estaba al servicio exclusivo de Ramsés II, “el hijo del sol...elegido de Ra... y amado por Amon”**⁶. El templo de Karnak está considerado la construcción religiosa más grande del mundo, incluso de mayor tenor que el Vaticano, que es una ciudad Estado de la modernidad.

Toda esta realidad era parte de la cotidianidad de una época cuya organización social y económica, así como la vida política funcionaban a tono con el poder imperial del faraón que provenía de una casta dinástica hereditaria, directamente vinculada a la religión que encabeza el hijo del sol.

Esta forma de gobierno teocrática era justificada, promovida y soportada por una supernumeraria estructura sacerdotal con incidencia en las creencias sobre la vida y la muerte, y el acceso a los códigos que explicaban las crecidas del Nilo, las estaciones del año, los tiempos de la siembra, la matemática contable, la astronomía, la escritura ideográfica, etc.

Este relato **subraya la experiencia observada en el binomio “vida y poder”** que generó el astro rey como elemento síntesis del animismo, luego convertido en religión, cultos y veneraciones a sujetos poseídos y cobijados por la divinidad y su poder.

Esta nueva realidad nació bajo la palabra, su encanto y la magia de un relato creado fundamental por el *Homo* hablante.

El animismo le confiere a toda expresión material de la naturaleza un espíritu oculto que le gobierna, y al cual se puede recurrir en adoración y festejo para su usufructo y beneficio. El animismo es creencia nacida de nuestra ignorancia y pensamiento capaz de transferirle poder a algo y a otros, en tanto que cultores y custodios del dogma consolidado por un relato que se admite como cierto al hacerse público en una grey en especial.

Tales creencias convencionalmente aceptadas, son re-creaciones re-elaboradas a imagen y semejanza de las intenciones expresas y veladas de un sector minoritario, que termina siendo el promotor y cenáculo de los protectores y protegidos del culto.

Ello quizás explique por qué el pensamiento, la palabra oral o escrita y la obra nunca tuvieron autoría humana, siempre fueron establecidos como producto de la inspiración divina, tal como dan cuenta los relatos sumerios, mesopotámicos, egipcios, judíos, hindúes, helenos y romanos con sus dioses. Igual sucedió en la América prehispanica con los incas, mayas, aztecas y cientos de tribus y pueblos indígenas de la Amazonía, u Oceanía y Asia.

⁶Véase el capítulo televisivo de “Tebas. El corazón del reino de los faraones” producido por la Deutsche Welle, productora de la serie de TV: “El Patrimonio mundial. Herencia de la Humanidad”. Berlín. Deutsche Welle. En: www.dw.de/patrimoniomundial

En Israel la religión hebrea estableció que la biblia no era escritura de los hombres sino la palabra de Javé hecha iluminación, y en Grecia los poetas líricos que escribían con su pluma, lo hacían a través del canto de las musas y solo a través de ellas.

Al respecto de ello, Platón en los Diálogos (1985) señala:

“...la Musa misma crea inspirados, y por medio de ellos empiezan a encadenarse otros en este entusiasmo. De ahí que todos los poetas épicos, los buenos, no es en virtud de una técnica por lo que dicen todos esos bellos poemas, sino porque están endiosados y posesos. Esto mismo les ocurre a los buenos líricos... así también los poetas líricos hacen sus bellas composiciones no cuando están serenos, sino cuando penetran en las regiones de la armonía y el ritmo poseídos por Baco...”

El poeta nunca hablaría desde su voluntad ni con sus propias palabras, lo hará bajo la influencia de esta posesión devenida de la musa que le proporcionará su voz.

El poeta griego Píndaro narra que una vez consumada la creación del mundo, Zeus preguntó a los dioses qué hacía falta en el universo para lograr su perfección. La respuesta fue sorprendente, el universo carecía de la esencia que enalteciera y exaltara la obra fundada. Le faltaba la voz que hiciese posible comunicar y visibilizar la existencia de lo erigido.

Esta ontogénesis crea a las musas y ninfas que harían posible la perfección del mundo a través de la inspiración musical, por la que hablarán aquellos hombres dotados de sensibilidad divina.

Así nació la palabra cimentada en la tríada originaria de la **meditación, la memoria y la canción**, y además contenida en el don divino de la inspiración y la musicalidad de su expresión⁷.

Es el poder de la palabra que encripta todo y el pasado adquiere la vivacidad y el color de su presente, por tanto, se hace historia recreada mediante el fascinante acto de la lectura que es un obsequio de la inteligencia humana.

Esta narración contenida en este capítulo ubica al animal homínido como el autor intelectual de las creencias sobre los fenómenos naturales y sus enigmas que dan origen a las religiones, a un individuo organizado que valora la grey para conquistar espacios, a un sujeto que auspicia la defensa y protección de sí mismo y de su grupo frente a las inclemencias de los fenómenos naturales y los embates de sus propios congéneres. Finalmente, lo ubica como actor fundamental de la transformación de la realidad, en tanto se transforma así mismo.

En este proceso la cotidianidad fue dando forma y verbo a un pensamiento que generaría los propios relatos sobre una existencialidad que hoy se pueden contar y enseñar.

⁷Véase el prefacio (Pp. 8-21) del libro **“Musas de mi cotidianeidad. Poemas”** de Pedro Rivas.

El arte siempre acompañó al ancestro humano durante su evolución de una manera diferente a como hoy se concibe. El transcurrir del tiempo se hacía calendario en el ínterin del diario amanecer y de una noche encargada de ocultar al sol. Mientras tanto, el sol y su **orbital satélite influían progresivamente en nuestro antecesor primate a “hacerse sabio”** individual y socialmente.

Este proceso cognitivo llevaba el legado de la experiencia y el saber de una mirada milenaria sobre el cosmos, cargada de aprendizajes especulativos y verdaderos que le ayudaban cada vez más a encontrar una mayor comprensión sobre el comportamiento de la naturaleza y de sí, a partir de la astrología y la astronomía.

El ciclo amanecer-anocheecer-amanecer se des-hacía en el curso inmutable del tiempo y la diversidad del espacio, que iba dejando sus huellas en el imaginario ancestral de nuestros antepasados y en la formación del presente nuestro. Y en esa historia hecha sin intención, el *sapiens* moderno re-construyó y relató sus andanzas para visibilizar el protagonismo de un animal que todos los días se parecía menos a sus primos chimpancés, y se re-construía en una nueva naturaleza que emergía de la sociedad y la cultura y, con ella, el arte.

CLASIFICACIÓN DE LAS ARTES

Con el propósito de ilustrar el tema de la organización de las expresiones artísticas en la mirada occidental, se ofrece al lector una sucinta sinopsis al respecto de cómo estuvieron concebidas y clasificadas las artes en diferentes lugares y épocas.

En la milenaria China de la dinastía Zhou, que gobernó entre 1122 a.C y 249 a.C, se exigía la formación de la excelencia para un "caballero perfecto" u hombre erudito, que mostrase en su comportamiento los atributos propios de la vida tanto civil y militar **contenida en las “seis artes” confucianas: los ritos, la música, el tiro con arco, la equitación, la caligrafía y las matemáticas”**.

Más adelante la China imperial las redujo a “cuatro artes”, orientadas a la formación y el esparcimiento de la casta de hombres letrados y funcionarios dinásticos: *Qín*, un instrumento que representa la música; *Qí*, un juego de tablero que representa la estrategia militar; *Shū*, o la caligrafía China, en representación de la alfabetización, y *Huà* o la pintura China, en **representación de las artes visuales”.**

En la antigua Grecia, el arte era conocido como una sistematización que ordenaba las disciplinas del conocimiento de la época, simbolizadas por las musas que representaban un *tekné* o un arte. Nueve ramas tradicionales organizaban el pensamiento artístico y su protectora: la Poesía épica (musa Calíope), la Historia (musa Clío), la Música y la Poesía Lírica (musa Euterpe), el Amor a la Poesía (musa Erató), la Tragedia (musa Melpómene), los Himnos y la Pantomima (musa Polimnia), la Danza y el Coro (musa Terpsícore), la Comedia y la Poesía Idílica (musa Talía), y la Astronomía (musa Urania). Todas estas actividades artísticas están relacionadas con las letras, con los lenguajes musicales o gestuales, y no con las artes visuales (arquitectura, pinturas). Estas primeras

consideraciones se remontan al período arcaico griego, cuya expresión más importante se encuentra en la *Ilíada* de Homero.

No debe olvidarse que en la antigua Grecia las artes estaban diferenciadas en la vida cotidiana en dos órdenes. El primero, de carácter sensorial, calificaba de “artes mayores” a las que se veía y se escuchaba. Y, en un segundo orden, se calificaba de “artes menores” a la actividad que se podía oler, saborear o tocar, y se establecía una diferenciación por el tipo de trabajo involucrado. Así, diferenciaba la actividad intelectual de la manual, designándoles con el nombre de artes liberales y “artes mecánicas”, respectivamente. Más adelante las clasificarían en seis grandes categorías: arquitectura, danza, escultura, música, pintura y poesía (literatura).

En la Antigua Roma esta distinción estaba igualmente presente. Las artes que requieren el uso de las manos y las que no. Así, había “artes intelectuales” y “artes manuales” o aplicadas, cuya función práctica se expresa en los oficios. Roma hereda el legado filosófico y cultural helénico, lo recrea y se posiciona de él enriqueciéndolo. Luego, en el siglo XV, Renacimiento, tendrá su foco de inspiración existencial en la cultura grecolatina.

En la alta Edad Media de la Europa cristiana, la fundación de las universidades se estrenó a partir de las “siete artes liberales” heredadas de la antigüedad grecolatina, las cuales se centraron en la filosofía y en las disciplinas y prácticas socioculturales encargadas de la formación de las clases políticas dominantes de Grecia y Roma. Estas siete artes se calificaban como caminos o vías que accedían al conocimiento y realización de sí. Fueron las disciplinas del llamado *curriculum* o camino a transitar en la perfectibilidad de un sujeto que debía hacerse en la polis y en civilidad. Estas artes se dividieron en dos grandes categorías, tal como se observan en la Figura 7.



Figura 7. Las Artes en la Edad Media. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

El *Trivium* o primeras tres artes liberales se consideraban las tres vías intelectuales que conducían al conocimiento general, a las destrezas intelectuales para enseñar a pensar, y a los fundamentos intelectuales que daban la capacidad para aprender por sí mismo y con criterio propio. Conceptualmente antecedían al cuadrivio y estaban conformadas por la gramática, la dialéctica y la retórica.

La Gramática estudiaba el uso adecuado de la lengua, el cómo hablar y escribir correctamente; la Dialéctica era la ciencia del pensamiento correcto, del razonamiento y de la búsqueda de la verdad. La Retórica era la expresión del lenguaje en su más bella manifestación, por tanto, muy relacionada con la Literatura.

El *Quadrivio* por su parte, estaba considerado como la oportunidad para acceder a los cuatro caminos que conducían a las ciencias o disciplinas relacionadas con el espacio y los números. Comprendía cuatro artes liberales: La Aritmética, la Geometría, la Astronomía y la Música.

La Aritmética se encargaba del estudio de los números; la Geometría era el campo encargado de cultivar el saber del espacio; la Astronomía abordaba el estudio de los astros o el espacio en movimiento; y la Música, el estudio de los cantos y de las matemáticas en movimiento. El *Quadrivio* proporcionaba las disciplinas científicas para conocer y dominar el mundo exterior.

Las siete artes liberales tenían una doble connotación educativa. Formar al hombre, en el arte griego, era hacerlo en la virtud (*areté*) y la prudencia, y haciéndolos “hombres libres”. **Las siete artes liberales fueron los campos fundantes del currículum medioeval y moderno.** En el siglo XIX y XX decantaron en los estudios del bachillerato con las tradicionales ramas de las Humanidades y las Ciencias⁸.

En la Edad Media, una cierta tradición reconocía al “artista” la capacidad de ir más allá de las realidades sensibles. La regla benedictina termina reevaluando las artes mecánicas, asignándoles una cuarta parte del tiempo que usaban todos los monjes y llevándolos a un grado muy alto de perfección, como lo demuestran la arquitectura, los vinos o los quesos franceses.

Las artes nobles eran las actividades propias de la nobleza, su aprendizaje y su desarrollo, y consistían en el manejo de las armas, las artes marciales, la equitación, la caza, los juegos nobles, la danza, el ceremonial, la estrategia y el ajedrez.

Durante el Renacimiento italiano, la palabra arte ondeaba entre un hacer que se movía entre la ciencia teórica y la práctica espontánea. No obstante, el Renacimiento italiano visibilizó la figura del artista, entiéndase el pintor, el escultor o el arquitecto, que estuvo ocultado en la gremialidad de un oficio y en la sombra de una religión cristiana que invisibilizó el saber humano y el sujeto cognoscente.

⁸En Venezuela este modelo rigió los estudios de la Educación Media y su vigencia desapareció en 1980 al crearse el sistema educativo venezolano, con la promulgación de la Ley Orgánica de Educación de 1980.

Ahora este protagonista se afirmaba en sus magnas realizaciones y, además, posesionado de la autoría de una obra que era de su creación intelectual y material, al margen de quienes hubiesen contratado sus servicios, bien fuese un mecenas de la ciudad o de un burgo; de un rey, príncipe o duque; de un comerciante o banquero. Tal salto histórico incluía al mismísimo Sumo Pontífice en persona requiriendo el trabajo artístico de un artista con nombre, fama y firma tal como se observa en las grandes residencias clericales, las catedrales o en el Vaticano con su arquitectura, frescos y esculturas.

Esta particularidad establece un vuelco en la historia del arte, porque da presencia y fama a un sujeto que con su virtuosidad proyectada en un boceto de una obra que garantizaba a priori genialidad, espectacularidad y belleza.

El Renacimiento logra así establecer un hito histórico al zanjar una vieja diferencia con el mundo grecolatino entre el arte mayor y el arte menor. Esta separación es determinante en la historia del arte porque oficializa el discurso y la práctica de las llamadas Bellas Artes, al poner en la mesa la distinción entre arte y artesanía y separa el artista del artesano (Figura 8).



Figura 8. Las Artes en el Renacimiento. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

En este orden de ideas, las Bellas Artes crean una tendencia que oficializa y contrapone **formalmente su deslinde de las artes mecánicas, también denominadas “artes serviles” o “artes menores”, por ser las que proporcionaban al hombre la pericia para desempeñar** oficios y realizar trabajos manuales. Esta vieja diferencia hará que los museos, los grandes salones de los palacios y las catedrales hablen de una cosa y los mercados populares, centros artesanales y rincones de las vías de acceso hablen de otra.

De igual forma, **“el arte del diseño” combina en este momento las artes del volumen** (escultura, arquitectura) y las de superficie (dibujo, pintura, grabado) en oposición a las que encontramos etimológicamente en las expresiones “artes plásticas” y “artes gráficas” (Martínez, 2005).

Otro pensador que dejó impronta con sus reflexiones y escritos sobre la filosofía del arte fue Hegel (1989, 1991) al describir en sus Conferencias sobre Estética, el orden jerárquico de las cinco artes principales que se identificaban en atención a una materialidad que lograba su máxima expresividad: la arquitectura, la escultura, la pintura, la música y la poesía.

Estos pensadores y filósofos alemanes señalan que sus “lecciones se ocupan de la estética; su objetivo es el vasto reino de lo bello y, más precisamente, su campo es el arte, vale decir, el arte bello”⁹.

La propuesta sobre la clasificación de las artes de Hegel tuvo una particular influencia en Francia, al punto que en pleno siglo XXI sigue siendo un tema propio del debate cultural.

El tema del arte vuelve a la palestra del espectáculo en 1923 con la aparición del cine y su incursión en el mundo de la recreación, como una tecnología de la ficción que recrea la cotidianidad y el pasatiempo de la vida citadina norteamericana y francesa en particular, dado el acontecimiento controversial entre los hermanos Lumière y Tomas Edison, acerca de su invención.

El cine fue considerado un nuevo arte por su novedad cinética que re-conceptualizaba los conceptos de tiempo y espacio, al que luego se le sonorizó su acaecimiento mundano y de grandes potencialidades en curso. No fue difícil incorporarlo al orden clasificatorio y calificarlo como el Séptimo Arte.

Francia por su actividad intelectual y filosófica, lo agrega al sistema de las artes contemporáneas y a su legado cultural y científico.

Finaliza esta breve caminata clasificatoria de las artes con el compendio artístico francés compuesto por diez artes debidamente jerarquizadas (Figura 9).

⁹Véanse las Conferencias sobre Estética de Hegel.

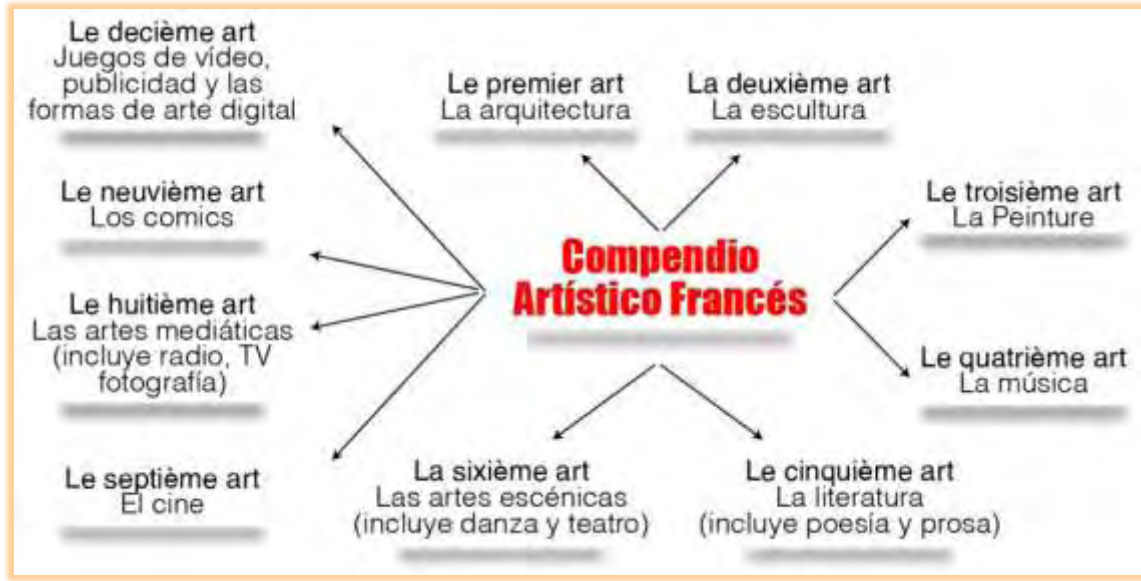


Figura 9. Compendio artístico francés. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Como un pequeño corolario de esta suerte de inventario de clasificaciones, a la fotografía se le consideró una extensión de la pintura. Una posición que dejaba a un lado el impacto que dejó la invención de la fotografía en su época e ignorar que en la memoria humana no se registra películas, sino fotografías de la realidad. La fotografía es una imagen sin movimiento y el cine es una sucesión de imágenes fijas proyectadas a una velocidad que el ojo no puede percibir la diferencia entre un fotograma y otro. En realidad, lo que existe es una falsa ilusión de movimiento.

La historieta tampoco se incorporó a este compendio; se le estimó como un puente entre la pintura y el cine.

TAXONOMIZAR LAS ARTES

La iniciativa de clasificar las artes en un reino de la naturaleza junto a las bacterias, hongos o virus, es una propuesta difícil de ensartar en el tejido epistémico del conocimiento sobre la naturaleza y, por ende, un motivo de discusión entre los pensadores, historiadores, críticos y profesores del arte, con sus pares de la docencia e investigación de las ciencias naturales y ecológicas.

Esta idea fue revisada con base a las definiciones existentes sobre el arte, a consideraciones teóricas sobre la materia, al recuento histórico de sus clasificaciones, y en atención a las reflexiones derivadas de nuestra cosmogonía que subraya el carácter evolucionista del animal *sapiens* en su expresión de *Homo tejné* u *Homo ars*.

En este sentido, se ponderó una salida de orden epistémico y de carácter taxonómico que diera organicidad a los once reinos propuestos, incluido los virus y, a reconsiderar la ubicación de los reinos de las artes y la tecnología. Ello fue posible, en tanto se elevase la

naturaleza a una categoría más envolvente y universal, y se concibiera como una entidad matricial a la que se le anclaban tres taxones o grandes dominios: los seres vivos, los minerales y la cultura.

Esta tesis derivó en una clasificación de la naturaleza conformada por tres dominios con sus reinos correspondientes como se reitera en la Figura 10.



Figura 10. Taxonomía del Reino de la Naturaleza y el Ser Humano. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

El “dominio de los Minerales” sería el primero por ser el más antiguo, e incluso, con elementos más antiguos que el tiempo de formación de planeta Tierra.

El “dominio de los Seres Vivos” quedaría formado por los Reinos de los Virus, Archaea, Bacteria, Protozoa, Chromista, Fungi, Plantae y Animalia.

Las Artes y las Tecnologías quedarían integradas como los Reinos constitutivos del “dominio de la Cultura”, por ser la denominación lógicamente más apropiada para designar al taxón.

Esta decisión, si fuese el caso, tendría igual validez constitutiva para ubicar al campo de las ciencias hipotético deductivas y formales con su ontofilogenia y su estatuto epistemológico, al dominio o taxón de la cultura en su carácter de reino.

Este planteamiento fue tratado al comienzo del capítulo y desarrollado a lo largo del mismo. Esta clasificación, ya señalada, asume una visión de totalidad ubicando al arte en un espacio cónsono a su epistemología, al igual que la tecnología, cuya filogénesis se ubica en el dominio de la cultura.

Alquimia de las Artes para una Taxonomía

El Gran Diccionario de la Lengua Española Larousse (2016) se refiere a la palabra **reino** como un sustantivo de origen latino que significa ámbito, espacio, marco y dominio. Su acepción primera le define como *“territorio o estado bajo la autoridad de un rey o una reina”* y la cuarta, como *“espacio real o imaginado dominado por algo material o inmaterial. Ambas acepciones se escogieron por su pertinencia con nuestro ejercicio taxonómico.*

En el contexto de este trabajo se denomina Reino de las Artes al ámbito físico-temporal-cultural, encargado de mostrar el proceso de evolución del ser humano a lo largo de un singular recorrido hecho en un hábitat que estuvo, está y estará en permanente cambio y transformación.

Durante ese trance de aproximadamente seis millones de años se fue gestando el proceso de la hominización en sus desarrollos múltiples de lo biológico, social, político, psicológico y espiritual. De ello, quedan evidencias e incontables manifestaciones de su existencia vital y de una actividad observada por su materialidad e intangibilidad, que la historia del ser humano da cuenta (Figura 11).

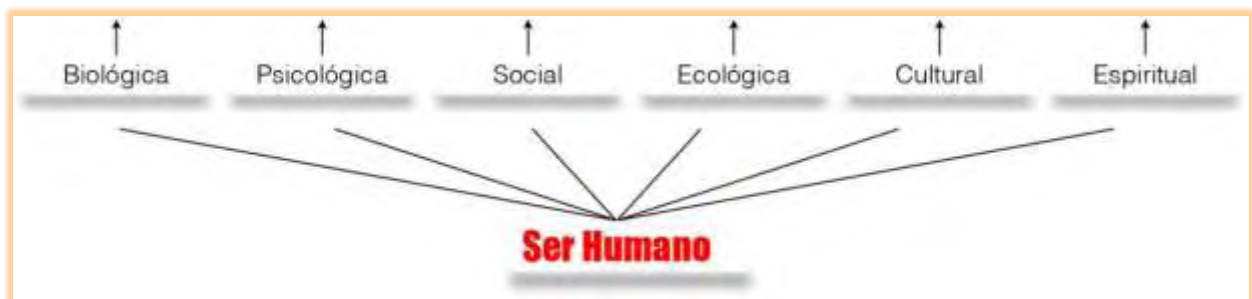


Figura 11. Proceso de hominización. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2019).

Este legado lo conforma el pensamiento y su hacer, así como toda la producción de dispositivos provenientes del poder creativo y maravilloso de un animal cultural capaz de transformar la realidad, en tanto se transformaba a sí mismo junto al otro.

El arte, sin enunciarse como tal, era entendido como la totalidad de producciones materiales e intangibles incorporado a la cotidianidad de los individuos de una grey. El **“arte era un todo”**: una herramienta de trabajo, una lanza, el canto a la naturaleza, era un rito cualquiera, un puente de madera, un alcantarillado, una vasija, una comida, una oración, una ironía, un brebaje medicinal, un palafito o una vivienda de piedra.

Igual podía ser la observación del firmamento al ritmo de un tiempo sin reloj, el día y la noche de todos los días y el descubrimiento del giro de la luna alrededor, visto desde un

dolmen; el cálculo de una pesada de trigo, el cálculo de los materiales para hacer un puente o una pirámide ubicada en Giza, la región Maya de Centroamérica o en el Altiplano andino.

No es fácil taxonomizar el arte; más bien es destacable el sentido profundo que han tenido los intentos por clasificarlo. Mientras la ciencia y la tecnología hablan desde la razón y una verdad establecida hipotéticamente, el arte se construye fundamentalmente desde la filosofía, el sentimiento, la sensibilidad, la espiritualidad y la contemplación. Arte desde el artista, la obra y el otro (que le pone valor y/o precio al producto) que es el que aprecia, juzga, valora y critica para otros.

Acá, en ese corredor histórico, se localiza la esencialidad del arte, suerte de magma sincrético que esta propuesta desea sintetizar:

La tarea de clasificar al arte al margen de las convencionalidades establecidas en la literatura no es un ejercicio sencillo, especialmente si se trata de referenciarla a partir de la evolución del ser humano y su anclaje más cercano a un **tronco** primigenio, que pudiera dar cuenta de las distintas manifestaciones del arte conocidas hasta hoy (Figura 12).

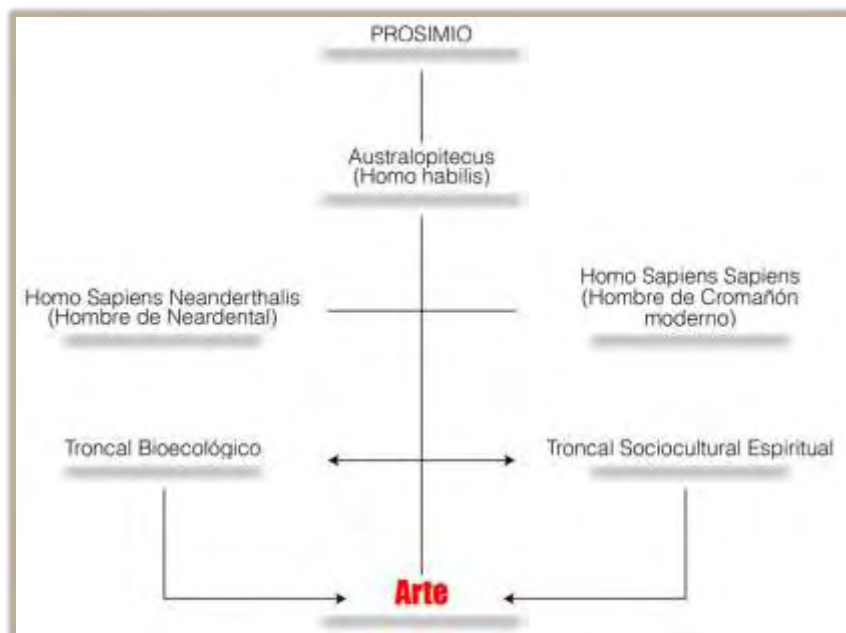


Figura 12. Troncal ecobiológico y cultural del Arte. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2020).

Nuestra conjetura ubica el tramo existencial del recorrido homínido iniciado con la aparición del *Australopitecus* u *Homo habilis*, hasta la aparición del *Homo sapiens* moderno u hombre de Cromañón de nuestros días, localizable en cualquier ciudad de África, Asia, Europa, Oceanía o América.

De este recorrido filogenético se derivan dos ramales en interconexión permanente: el individuo-especie en evolución y la cultura, que expresan las múltiples determinaciones existenciales de la formación del ser y las esencialidades de los procesos biológicos, sociales, psicológicos y espirituales que le constituyen y humanizan.

La consecuencia de este fenómeno espacio-temporal es que le ofrece a las artes un lugar, un **corpus** y una voz para que se exprese.

El arte desde esta perspectiva se constituye en una multigénesis determinada por su creador natural y cultor artificial, plasmada en una historia filogenética que le sella su **doble condición de “animal-cultural”, tal como se ha insistido en este trabajo. Esa** complejidad siempre le será transferida a las artes (a la ciencia, a la tecnología, a la religión, etc.)

Recuérdese que la esencia humana deviene de su condición primate, forjada en un transitar genético, evolutivo y existencial de millones de años. De allí se derivan las consecuencias de su interacción con un medio ambiente duro, también en evolución, nunca considerado hostil o enemigo, sino visto como el gran generador de condiciones cambiantes para hacer viable la existencia de la vida sobre la tierra. Tal circunstancia obligó a todas las especies vivientes a adaptarse o a desaparecer. Ninguna criatura viviente tenía la opción de elegir entre vivir o morir. De ello se encargó la selección natural.

Nuestra ancestral rama primate no fue la excepción a este proceso de adaptación y asimilación. La especie ***Homo sapiens*** es una resultante de tal acontecimiento. Los primeros ***Homos*** arcaicos se fueron estableciendo a la vez que redefinían lazos y relaciones sociales con sus pares, con el fin de garantizar la sobrevivencia, la reproducción y la conservación de la especie. Allí está consagrado su primer nacimiento, desarrollo y expansión por el planeta y con ello las manifestaciones de sus haceres culturales, valga señalar, su obra terrenal que incluye el fenómeno en discusión enunciado como arte.

El caso de nuestro homínido ancestral devino en pequeñas organizaciones (hordas y clanes) capaces de garantizar la movilización física de sus integrantes, la obtención del alimento, el vestido y la protección de la intemperie, así como la defensa de los depredadores animales y las embatidas de otras especies ***Homo***, incluyendo la suya, la especie ***sapiens***, la que sería a criterio de Harari (2018), la más depredadora y destructiva de todas las criaturas creadas por la naturaleza.

De tal experimento cooperativo y funcional devino la condición política del ***Homo*** primitivo, que permitió el manejo de pequeños grupos, debidamente organizados, para existir naturalmente alrededor del mandato colectivo necesario de unos sobre otros, convivir junto a sus creencias y mitos, experiencias y saberes, requeridos para la constitución de la grey que es el poder concretado en la autoridad y la convención para la convivir y gobernar-se (convivencia y gobernanza). Allí, insisto, nació la política como fenómeno social inherente a su naturaleza animal.

En este sentido, las manifestaciones gregarias del nomadismo y la sedentarización evidencian un hito determinante en la evolución social y política del homínido en la conformación de la especie humana, generada por la fuerza innata de los instintos de

reproducción del individuo y de conservación de la especie. Aquí se ubica el nacimiento político-cultural del animal que ofrece alojamiento perpetuo a la creación humana, entroncada en los entornos del hábitat, de la naturaleza, y las manos de la cultura que habrán de proporcionar al *Homo sapiens* los rostros de todas las expresiones de orden físico y espiritual localizables en las artes.

Esta concreción aludida debe entenderse como el mandato irreductible de la inteligencia inmanente presente en la naturaleza instintiva animal, que dio origen al proceso de la hominización observado en el desarrollo de la mano, la bipedación, la invención del fuego, la cerebración, el matriarcado, la creación del lenguaje articulado, la domesticación de los primeros animales, la sedentarización y su efecto inmediato en la domesticación de la agricultura, en el desarrollo de unos dispositivos de uso cotidiano y a la vez defensivo y de ataque a sus pares rivales, entre otros muchos más.

Este proceso en simultáneo, permitió la creación de las pequeñas y grandes narraciones de transmisión oral que aludían a sus creencias, mitos, expresiones funerarias, adoración de sus primeras deidades nacidas de la naturaleza madre y padre (el sol, la luna, la tierra que le proveía alimentación, los ríos, la lluvia, el viento, el rayo, las aves, el trueno, etc.).

Tales relatos dieron origen a las religiones y a las nuevas formas de poder teocrático, control social y su sincrético innatismo observado en las obras megalíticas, la adoración a la naturaleza y su conversión en deidades, la construcción de los grandes templos, el valor de la trascendencia humana, la inmortalidad de la vida y el sentido de la muerte.

Esta dinámica existencial siguió a la invención de la escritura observada en las tablas cuneiformes de arcilla y barro de Mesopotamia, y en la escritura jeroglífica de Egipto localizada en los rollos de papiros, en los bajos relieves y en los frescos de sus templos religiosos y colosales obras funerarias. Esta escritura más adelante daría origen a todos los alfabetos existentes de origen semítico, fenicio, griego, latino y otros.

Esta historia es la otra expresión del homínido haciéndose de su propia intervención a partir de la naturaleza, como eje troncal que le dio la vida e inspiración primaria, así como de la producción de objetos para garantizar su existencia. Igualmente, esta nueva especie animal, al irse forjando al ritmo de sus cinco sentidos físicos conectados a su hábitat, iba descubriendo las potencialidades de su cuerpo, a la vez que ensayaba el significado de los lenguajes sensoriales.

Esta revelación lo conectaría *per se* con la naturaleza y con el sentir de la fuerza individual de su interioridad espiritual y colectiva, que daría sentido y razón a/de su existencia. Tal situación permitiría dar el salto trascendental para consolidar una nueva especie animal sobre la faz del planeta, que más tarde dominaría en su totalidad.

En este proceso de capital importancia en la evolución del homínido, destacan dos fenómenos importantes que deseo subrayar:

El primero nos relata el papel crucial desempeñado por los aprendizajes natural o innato y el adquirido de origen imitativo, vicario y enseñante. Lo trascendental para el individuo, la especie y la sociedad consistió en aprender a pensar, aprender a hacer y aprender a comunicar y enseñar lo aprendido.

La segunda referencia acota a la función natural asignada a la memoria para conservar la novedad de lo aprendido. Más adelante, las primeras bibliotecas replicarían socialmente el saber y la experiencia acumulada por el legado de la especie *sapiens*, sin que la transmisión oralista dejase de continuar desempeñando su papel primario.

Aprendizaje, comunicación y memoria serían atributos *sine qua non* del ser humano en ese proceso de trans-formar/se-nos y resguardar los acontecimientos para la posteridad de la historia.

Este largo proceso culturizador fue el gran escenario de la gestación gradual y permanente de todo lo que hoy existe como arte, independientemente de las concepciones filosóficas que le estudien, sean estas de corte idealista, materialista, existencialista, utilitarista, etc.

El arte no existe como una expresión pura de la naturaleza cultural como si fuese un gas noble de la Tabla Periódica de los Elementos Químicos, y de serlo, sería un gas vulgar (O, C, H y N) que se mezclan con todo y todos. Por ello su combinación con otros elementos generó vida.

La pintura y la tecnología están tan relacionadas entre sí, y éstos con los relatos orales y la escritura, con las religiones y las escalas de valores de las épocas, que han fundado otras formas de expresión.

Esta metáfora no es una imagen discursiva en sí misma; de este modo el arte se fue edificando en tanto se transformaba al concertarse con otras expresiones, tales como el pensamiento mágico-religioso, el animismo primitivo y la vida espontánea, las observaciones sobre la naturaleza cósmica de orden astrológico, las especulaciones y aseveraciones sobre la vida y la muerte, las creencias, los cálculos, los ritos, las danzas, los alimentos vegetales y animales, los mitos, el espiritualismo, los relatos de la noche, las pócimas para curar enfermedades, el uso de herramientas de trabajo, las armas de guerra, etc.

La situación antes planteada la vemos en la filogénesis de la pintura y la escultura, destacando diferentes lugares y épocas que van desde imágenes rupestres de cazadores y recolectores localizadas en cuevas, pasando por las deidades egipcias, sumerias, chinas, hindúes e incas; observado en las representaciones de los faraones, emperadores griegos y romanos; monarcas, reyes, guerreros, deidades religiosas de la Edad Media y el Renacimiento; rostros de ricos comerciantes y papas pecadores santificados; personajes de la cotidianidad invisibilizados por el pincel y el caballete, el mármol y el cincel, hasta llegar a tener presencia en los daguerrotipos del siglo XIX, fotografías de emulsiones de plata, dibujos al carboncillo, cinematografía a color, videos y, más recientemente, la fotografía digital de los teléfonos inteligentes e Iphones (que los popularizó), la televisión en cuatro dimensiones (4D) hasta llegar a las holografías que crean espacios virtuales (en esta tecnología el rostro de un adulto sujeto, se difumina en un proceso regresivo hasta llegar al rostro de infante de un año).

Esta es la filogenia del arte nacido de la naturaleza evolutiva de un primate mutando a homínido y construyéndose a partir de su segundo nacimiento, cuyo recorrido lo hará por el mundo de su paradójica creación como dueño de la palabra que, al enunciar su diseño, se hace realidad. Dichas consideraciones se indican en la Figura 13.

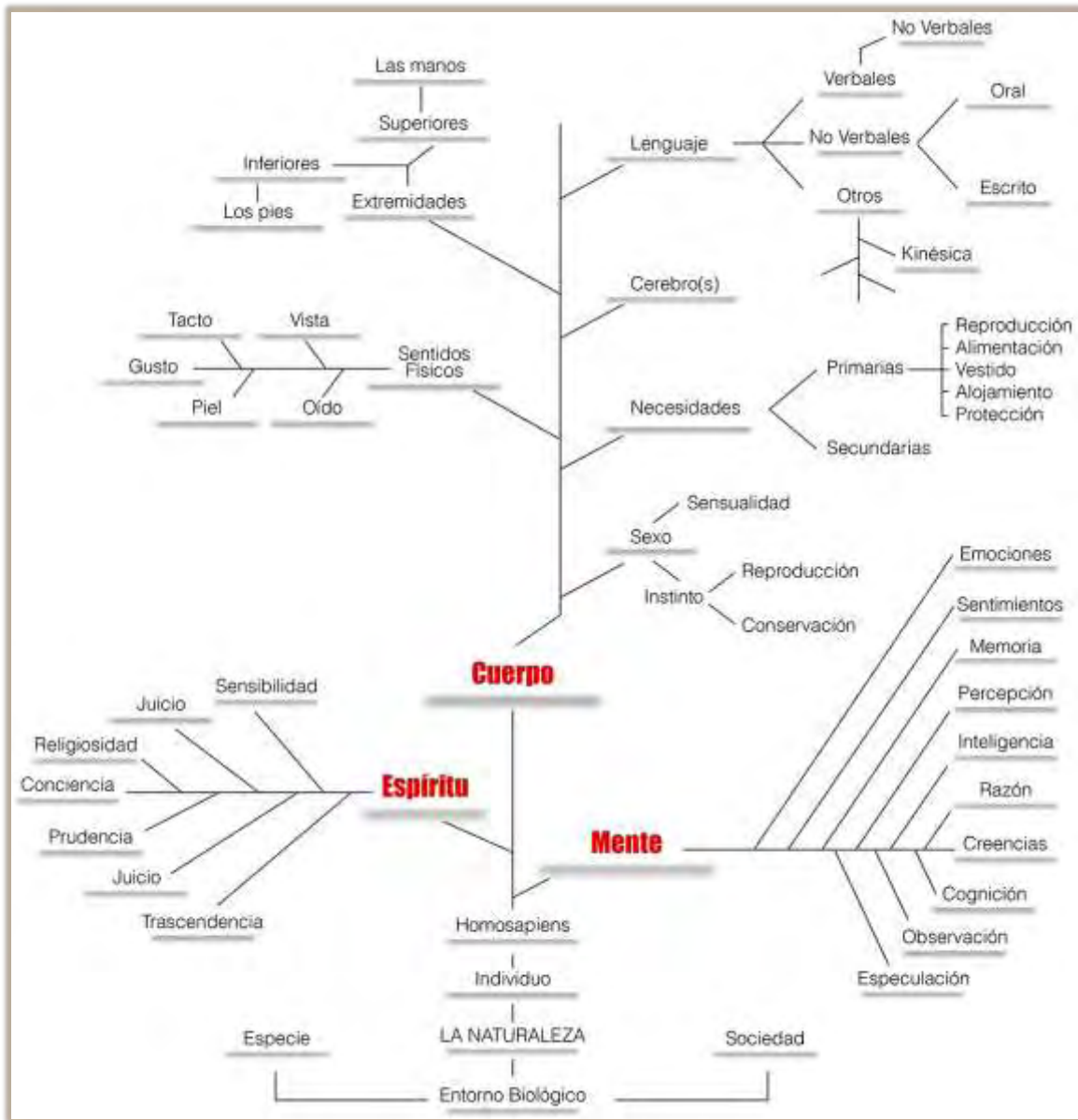


Figura 13. Árbol biocultural de las Artes. Fuente: Elaboración de Pedro J. Rivas (2020).

HACIA LA BÚSQUEDA DE UN REINO

En esencia, enmarcar el arte en una taxonomía supone contar con una premisa que declare que, entre las diferentes expresiones de arte conocidas, existe una serie de relaciones primarias que observan una línea parental determinante. Sean los casos de la poesía griega y la danza contemporánea; la arquitectura maya y las artes marciales; la torre inclinada de Pisa y la torre de Babel de Mesopotamia; la narración bíblica sobre la manzana que comió Adán y el logo de la empresa de computadoras Apple de Nueva York; la danza del lobo de los Comanches y los cantos gregorianos de un monasterio de la Edad Media.

De igual manera, en las relaciones existentes entre pinturas al óleo de las paredes del **“Bar Tenampa” en la ciudad de México, dando cuenta de los cantantes de música norteña** y mariachi que por allí han pasado, con los frescos de la cúpula de la Capilla Sixtina de Miguel Ángel; los murales de Diego Rivera y de Siqueiros, con las imágenes insinuantes en las paredes de los prostíbulos de la ciudad de Pompeya sepultada por el hollín sedimentado del Vesubio; un grafito político dibujado en una pared de Caracas, diciendo **“Fuera Maduro, asesino” o “Juan Guaidó es marico”, contrastado con las pintas de las paredes de la antigua Roma de Julio Cesar**; el cuadro de la Oreja de Vincent van Gogh con los oídos musicales de tres músicos que ejecutan las partituras por separado, de un instrumento de percusión africano de Ocumare de la Costa o de Borinquen querido; la flauta dulce del Altiplano de Bolivia y un oboe de un concierto en la Scala de Milán.

En el mismo sentido, el realce pictográfico de los versículos de una biblia manuscrita del siglo IX con las pinturas de las cuevas de Altamira en España y Madelaine en Francia; la esencia de un perfume de jazmín y rosas que impregnaban los cuerpos sudados y sin bañar de la realeza parisina del Palacio de Versalles, con la musicalidad de la poesía inspirada por las musas del Olimpo; la última moda de un metrosexual de Caracas o Milán con las vestimentas de un cazador Neandertal; la gastronomía de Sumito y la cacería de un mamut cercado por el fuego.

El método Braille con los Rollos o Manuscritos de Qumrán encontrados en la orilla noroccidental del Mar Muerto en Masada, Israel; la imprenta de Guttenberg con la escritura ideográfica egipcia, china y maya; la alegoría de la caverna de Platón y la adicción comunicacional de las redes sociales; un film mudo de 1930 y un film Cinemascope de la década del cincuenta; la escritura cuneiforme de la civilización mesopotámica con la información digitalizada en una computadora IBM de 1970.

En los tatuajes del cuerpo de los jóvenes punk que asisten a un concierto abierto de música rock con los espectáculos de los circos romanos, presentando los combates a muerte entre gladiadores o peleando con animales salvajes a los que asistían por igual, senadores, patricios y plebeyos, junto a miles de personas que no se movían por días **enteros bajo el lema de “pan y circo”**.

La marca en la frente de Caín, hijo de Adán, con los tatuajes de los cuerpos y los rostros de los indios maquiritares, comanches y aztecas, al conjurar en sus danzas los rituales dirigidos a los dioses del sol y la luna, de la agricultura, el tiempo o la guerra.

Los palafitos del Lago de Maracaibo con las casas y palacios de la Venecia medieval y renacentista. Los templos de adoración del dios Ra con los gimnasios de cualquier ciudad del mundo, cultivando los cuerpos espartanos y griegos de Nueva York, Tovar o Cuzco.

Las cámaras funerarias de Luxor con las cámaras criogénicas, donde yacen los cuerpos del artista Michael Jackson y del empresario Walt Disney, diseñador de historietas cargadas de fantasía y ficción para el cine y la televisión.

El arte es una actividad esencialmente cultural inherente a su naturaleza ecobiológica del *Homo sapiens*, a la cotidianidad humana y a sus momentos de esplendor, en tanto que es manifestación permanente de la vida expresada en los múltiples rasgos que le definen. Y tal como lo hemos indicado en este capítulo, el arte se nos manifiesta en la presencia aristotélica de lo agradable y satisfactorio, de lo bello o no, en lo pragmático de su utilidad, en lo útil, en lo ornamental y elegante, en la expresividad de la ritualidad espiritual y en el hacer con sentido de trascendencia particular o universal.

El arte es un todo complejo de la ecobiología del cuerpo físico de un primate en transformación y evolución permanente, poseído por el espíritu y la conciencia humana de un individuo sujeto de grey y de cultura. En su expresión más particular, el ser humano es la construcción más perfecta de la naturaleza gestado en el transcurrir de millones de años, haciéndose de la mano de dos pinzas y dos palancas existentes en sus extremidades superiores.

Y en lo más sublime, el arte es la ternura de un niño disfrutando el batir de las alas de un colibrí, y de un caminante regocijado frente a un empedrado cargado de florecitas silvestres que pocos ven, mientras un hombre de fina sensibilidad las mira y se hace poeta al escribir sobre ellas, un verso impregnado de sentimiento y afecto por su medio natural. El arte sencillamente es eso, un hacerlo muy bien en el contexto de sus múltiples expresiones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aristóteles. 1994. La Metafísica. Libro IV. Madrid: Gredos, S.A. 583 pp.
- Aristóteles. 1998. La Política. (Introducción, traducción y notas de Manuela García Valdés). Madrid: Gredos S.A. 491 pp.
- Capelletti, A. 2000. Estética Griega. Universidad de Los Andes. Fondo Editorial de la Facultad de Humanidades y Educación. Mérida, Venezuela. Pp: 120.
- Capelletti, A. 1985. La ideología anarquista. Barcelona: Afadil. 134 pp.
- de Chardin, T. (1974). El fenómeno humano. Barcelona: Ediciones Orbis. 312 pp.
- Diccionario de Teoría Crítica y Estudios Culturales. 2002. Dirigido por Michael Payne. Buenos Aires: Paidós. (Traducción de Patricia Wilson). Pp: 24.
- Dussel, E. 1984. Filosofía de la poíesis. Bogotá: Nueva América. En: <http://biblioteca.clacso.org.ar/clacso/otros/20120227031650/2cap1.pdf>. 16/Sep/2019. Pp: 26.
- Gran Diccionario de la Lengua Española Larousse. 2016. Editorial Larousse. España.
- Gombrich, E. 1993. Historia del arte. México: Editorial Diana. Pp: 15-37.
- Harari, N. 2018. De animales a dioses. Breve historia de la humanidad. Bogotá: Géminis. 494 pp.
- Hegel, G. 1991. Escritos Pedagógicos. (Traducción e introducción de Argenio Ginzo). Madrid: Fondo de Cultura Económica, S.A. de C.V. 190 pp.
- Hegel, G. 1989. Lecciones sobre Estética. (Traducción al español de A. Brotóns Muñoz). Madrid: Akal. 281 pp.
- Hobbes, T. 1994. Leviatán: La materia, forma y poder de un Estado eclesiástico y civil. Madrid: Alianza,
- Larrazabal, R. 2019. Propuesta de creación de una tienda virtual para la comercialización de pinturas de artistas cuencanos a través de un modelo C2C utilizando la herramienta Exportación Fácil. En: <http://dspace.uazuay.edu.ec/handle/datos/9029>.
- Martínez, O. 2005. La tradición en la enseñanza de las Artes Plásticas. En: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2784917>. 23/Nov/2019.
- Montoya, M. 1993. Arte y Anarquismo. Revista Actual. No 27. Mérida: Universidad de Los Andes. Dirección General de Cultura y Extensión. Pp: 181-194.
- Muñoz, R. 2006. Una reflexión filosófica sobre el arte. En: Thémata. Revista de Filosofía. No 36. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2205455>. 25/Mar/2019. Pp: 8, 9, 239.
- Platón. 1985. Diálogos, Vol. I: Apología, Critón, Eutifrón, Ion, Lisis, Cármides, Hippias Menor, Hippias Mayor, Laques, Protágoras. Madrid: Gredos S.A. Ion: 533 e, 534 a-b.
- Read, H. 1956. El significado del arte. Buenos Aires: Editorial Losada.
- RAE (Real Academia Española). 1997. El Diccionario de la Lengua Española. Tomo I. XXI edición. Madrid: Editorial Espasa Calpe. Pp: 302-203.

- Rivas, P. 2018. Musas de mi cotidianeidad. Poemas. Fondo de Ediciones Universitas del Programa de Perfeccionamiento Profesorado y Actualización Docente (PPDA). Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 152 pp.
- Rosales, A. (2001). Reseña del libro **La Estética Griega” de Ángel Capelletti. En Revista Filosofía**. No 12, p. 211 Mérida. Universidad de Los Andes. Facultad de Humanidades y Educación.
- Shiner, L. 2010. La invención del arte. Una historia cultural. Barcelona: Paidós. 476 pp.
- Schulz, R. y Seidel, M. 1997. Egipto. El mundo de los faraones. Italia. Kóneman. Pp: 234.

Dr. JAIME E. PÉFAUR

Médico Veterinario graduado en la Universidad de Chile, con Maestría en Biología y Doctorado (Ph.D.) en Ecología, Universidad de Kansas, EE.UU, con Especialización en ITC–UNESCO, Holanda.



Profesor Titular y Coordinador del Grupo de Ecología Animal del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Sus áreas de docencia son Ecología Animal, Métodos Ecológicos, Taxonomía y Sistemática, y Educación Ambiental.

Sus principales áreas de investigación son Taxonomía de Vertebrados, Ecología de Comunidades, Ecoepidemiología de Zoonosis, e Historia de la Ciencia, con publicaciones científicas en revistas nacionales e internacionales.

Organizador de Congresos Latinoamericanos de Herpetología y de Ecología y de reuniones locales, nacionales e internacionales relacionadas con la conservación de la biodiversidad.

Asesor de programas de la IUCN para la protección de especies animales amenazadas. Su labor de extensión se expresa en la permanente defensa del medio ambiente, colaborando en revistas, radio, televisión, y redes sociales.



UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES



PUBLICACIONES
VICERRECTORADO ACADÉMICO

ISBN: 978-980-11-2142-8



9 789801 121428

Este libro trata sobre los **ocho** Reinos de la Naturaleza, nos referimos a los diversos conjuntos de seres vivos que existen en este maravilloso Planeta Tierra. Clasificados como Virus, Arqueas, Bacterias, Cromistas, Protozoos, Hongos, Plantas y Animales. Todos ellos confieren al Planeta Tierra su más extraordinaria característica: la diversidad de lo vivo. El contenido del texto nos muestra la manera como los elementos pertenecientes a cada reino han sido agrupados en categorías taxonómicas y sistemáticas, para entender sus complejas estructuras y funcionamiento. En cada reino hay descripciones de los patrones morfológicos, fisiológicos, bioquímicos, genéticos y ecológicos particulares, los cuales les permiten organizarse y sobrevivir en distintos ambientes terrestres y acuáticos, seguidos por modificaciones y mutaciones constantes en un camino evolutivo interminable. De manera general y sencilla se establece el apasionante camino seguido en su evolución por los componentes de cada reino, develando las distintas rutas que han seguido en la exquisita geografía planetaria. Junto a estos **ocho** capítulos, también se agrega uno especial dedicado al Reino de las Artes, como un reconocimiento a la capacidad intelectual del *Homo sapiens*. Los Reinos de la Naturaleza es un libro que será apreciado por profesionales y estudiantes de las más diversas ciencias que tengan relación con la vida, con el ambiente y con la cultura. Por la información contenida, sustentada por una rica y actualizada bibliografía en cada capítulo, aunado a referencias de elementos históricos trascendentales y de avances recientes en las ciencias biológicas, lo hará una fuente invaluable de consulta obligada.