

FORO

Insecta. La búsqueda de la clasificación perfecta

MUZÓN, JavierInstituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", C.C. 712, 1900 La Plata, Argentina;
e-mail: muzon@ilpla.edu.ar**Insecta. Searching for the perfect classification**

■ **ABSTRACT.** The history of classifications of insects is revised from its relationships within Arthropoda (e.g., Unirramia, Mandibulata, Atelocerata, Pancrustacea) and major supraordinal groups (e.g., Hexapoda, Insecta, Entognatha, Ectognatha, Dicondylia, Apterygota, Pterygota, Paleoptera, Neoptera). Main kinds of characters and phylogenetic schemes are considered.

KEY WORDS. Classification. Taxonomy. History. Insecta. Hexapoda.

■ **RESUMEN.** La historia de la clasificación de los insectos es analizada desde el punto de vista de sus relaciones externas (e.g., Unirramia, Mandibulata, Atelocerata, Pancrustacea) e internas (e.g., Hexapoda, Insecta, Entognatha, Ectognatha, Dicondylia, Apterygota, Pterygota, Paleoptera, Neoptera). Se consideran las fuentes de caracteres y las posturas filogenéticas que justifican los distintos taxones propuestos.

PALABRAS CLAVE. Clasificación. Taxonomía. Historia. Insecta. Hexapoda.

INTRODUCCIÓN

La historia de la clasificación de los insectos es múltiple y compleja; tan compleja y múltiple como lo son los insectos. Se encuentra atravesada, desde Aristóteles hasta nuestros días, por innumerables autores, obras y enfoques que constituyen un *corpus* poco homogéneo y, según donde se mire, no muy coherente. Realizar un abordaje completo de este *corpus* será arduo debido a que la consideración de todas sus particularidades (de tipo histórico, epistemológico, tecnológico, etc.) resulta en una práctica difícil que escapa a la intención y extensión de esta comunicación.

Con el fin de intentar abarcar esta rica diversidad de enfoques y resultados podría establecerse un primer eje histórico destacando dos momentos principales donde se han producido grandes cortes o escalonamientos en la "clasificación" de los insectos. En primer lugar, la época clásica con su concepción idealista de arquetipos inmóviles que produjo, hasta mediados del siglo XIX (que en algunos casos, también se puede rastrear hasta la actualidad), la agrupación de entes por sola similitud. Luego, con la irrupción del paradigma darwiniano, comenzó a considerarse como fac-

tor rector de toda clasificación natural el concepto de parentesco, alterando de modo significativo la práctica taxonómica. La posterior consideración de clados en lugar de "clases", cambió el carácter epistemológico de los taxones generando interesantes discusiones acerca de los sistemas de ordenamiento utilizados en las Ciencias Naturales (Mayr & Bock, 2002). Este último corte, junto a la posibilidad técnica de estudiar caracteres no-morfológicos tales como el análisis del ADN, también llamados caracteres genéticos o moleculares, ha multiplicado la aparición de hipótesis clasificatorias, principalmente en referencia a la macrosistemática del grupo (relaciones externas e internas).

La primera cuestión que surge en la consideración de la clasificación de los insectos es responder algunas simples preguntas: ¿De qué hablamos cuando hablamos de insectos? ¿Cómo caracterizar a los insectos? ¿Cuál es la diferencia entre insectos y hexápodos?. El problema se nos presenta de muchas maneras, pero en ninguno de los casos es simple. Podría ser sencillo responder a estas preguntas remitiéndonos al principio de autoridad; sin embargo, tomar definiciones fuera del contexto histórico donde fueron dichas o escritas sería, al menos, riesgoso.

¿Dónde surgen todas estas dificultades? Probablemente se deban en parte a la larga y compleja historia evolutiva del grupo, sin olvidar que al decir grupo ya hemos clasificado, y entonces cabría volver a la primer pregunta: ¿De qué grupo estamos hablando?. Eco (1997) sostiene que "ante el fenómeno desconocido, a menudo se relaciona por aproximación: se busca ese recorte de contenido, ya presente en nuestra enciclopedia, que de alguna manera consiga dar razón del hecho nuevo". Sin embargo, con todo lo que ello conlleva, la sistemática y la taxonomía natural son prácticas científicas y por tanto de mayor objetividad; pero aun así debe reconocerse que cualquier práctica científica se rige por el eje Conciencia – Conocimiento – Ciencia y por lo tanto la respuesta a esta primer pregunta será múltiple y cambiante, ya que dependerá de quién está respondiendo y también de cuándo (Foucault, 1970).

La aproximación que propone Eco depende de la enciclopedia personal de quien hace el recorte, pero esa enciclopedia se rige por la época. La época marca los recortes de contenido a observar según los paradigmas imperantes: a veces se recorta el componente morfológico, a veces el funcional, a veces el ecológico, a veces el fisiológico, recientemente el genético molecular y muchas veces varios a la vez.

Por ejemplo, la primer clasificación "oficial" de artrópodos (en esa época donde *Insecta* nombraba a todos los artrópodos conocidos) reproducía aspectos morfológicos; Linneo (1735) propuso cuatro divisiones para *Insecta* (i.e., *Coleoptera*, *Angioptera*, *Hemiptera* y *Aptera*) sobre la base de un carácter morfológico: las alas. En la actualidad, puede resultar elemental que haya agrupado dentro de *Aptera* (sobre la base de una ausencia) a ácaros, piojos, pulgas, cangrejos y escolopendras, pero sin dudas es una clasificación que impulsó una rica historia. Más de un siglo después, Haeckel (1866) clasificó según un corte de tipo ecológico ambiental: *Carides* reunía a los acuáticos (e.g., *Crustacea*, *Xyphosura*, *Trilobita*) y *Tracheata* a los terrestres (e.g., *Arachnida*, *Myriapoda*, *Insecta*). Posteriormente, desde fines del siglo XIX y hasta la actualidad, el recorte fue nuevamente morfológico, de acuerdo a los tipos de apéndices y la tagmosis: *Unirramia* y *Schizorramia*, o *Mandibulata* y *Arachnomorpha*.

Si la historia de la clasificación, en este caso la de los insectos, se rige de acuerdo a este tipo de cortes, donde los contenidos observados cambian o se suman según los paradigmas y tecnologías imperantes, se produce permanentemente una reevaluación (resignificación) de todos los caracteres utilizados con anterioridad. Este hecho es sin dudas

de enorme valor ya que los nuevos paradigmas, y las revoluciones que los producen, no son otra cosa que tomas de conciencia, y la conciencia es el primer requisito de toda clasificación.

En esta contribución se intentará un breve recorrido por la clasificación de los insectos, en particular en los últimos 100 años. Debe destacarse que la bibliografía citada representa sólo una pequeña proporción de todo aquello que ha sido publicado y que los conflictos planteados son los más relevantes desde el punto de vista del autor. Finalmente, y con el ánimo de limitar el uso de algunos nombres en esta contribución, debe aclararse que debido a la falta de consenso, aquí se considerarán a los insectos de un modo coloquial y a *Insecta* de modo restrictivo (según Kristensen, 1998): *Archaeognatha* + *Dicondylia*. Asimismo, no se mencionará a *Hexapoda* excepto cuando el caso lo amerite. *Hexapoda*, nombre del taxón que incluye a *Ectognatha* y "*Entognatha*" y caracterizado por agrupar a mandibulados con tres pares de patas, parece estar por sucumbir frente a nueva evidencia genética y paleontológica.

TAXONES Y NOMBRES

Si bien existen amplias discusiones acerca de la naturaleza de qué es lo que debe considerarse un taxón en las Ciencias Naturales (por ejemplo las perspectivas de clase, individualista y relacional) y qué es lo que debería ser nombrado (ver Pleijel & Hardim, 2003 y la bibliografía allí citada), es bien sabida la necesidad insoslayable de nombrar: no podríamos comentar algo sobre un taxón sino es a través de su nombre.

Ahora bien, los taxones son entes de razón (aquello que es y puede dejar de ser) pero los tratamos como entes materiales (les damos un carácter material que no poseen). De este tratamiento resulta un problema metodológico, si no grave al menos incordioso. Los taxones son entes de razón (por ejemplo hipótesis) pero los tratamos discursivamente como entes materiales, otorgándoles una existencia material antes que hipotética. La nomenclatura biológica ha seguido esta tradición, aun más al establecer las reglas de prioridad. Un aspecto singular de cualquier recorrido sistemático de un taxón es que, a diferencia de otras disciplinas, la sistemática posee un hilo conductor con recorrido temporal inverso: los sistemáticos, sean del cuño que sean, han (hemos) puesto nombres a hipótesis, y por prioridad deben elegirse, entre los nombres disponibles, los más antiguos. Estas hipótesis, los taxones, sufren transformaciones conceptuales (generalmente de acuerdo al criterio del taxónomo o a la corriente epistemológica que persiga), pero deben mantenerse los mismos nombres. Si

bien esta tradición nomenclatorial nos ha evitado la construcción de una red nomenclatorial inmanejable casi solarística, no debe olvidarse que, a pesar de todo, los nombres permanecen inmutables, no así las cosas nombradas.

En el caso particular de la historia de la clasificación de los insectos existen varios ejemplos de este problema. Hexapoda, Unirramia, Articulata, Apterygota, Homoptera, Mallophaga, Anisozigoptera, Ortorapha, son algunos de los muchos nombres afectados por el efecto deletéreo del último escalonamiento epistemológico: la recomendable imposibilidad de nombrar taxones no considerados monofiléticos. El no tener claramente presente cuál es el alcance del nombre según su autor sumado a la, a veces mal interpretada, regla de prioridad nomenclatorial genera un panorama poco claro en cualquier análisis sistemático. Más aun, al no poder considerarse la obra general de un autor como una unidad homogénea, se multiplica la significación de los nombres propuestos.

RELACIONES EXTERNAS

La posición filogenética de los artrópodos, y en particular la de los insectos, ha sido uno de los primeros tópicos investigados con una metodología cladista. Sin embargo, a lo largo de casi medio siglo son pocas las conclusiones que han obtenido una aceptación masiva.

La primer hipótesis acerca de las relaciones de parentesco de los artrópodos fue propuesta por E. Haeckel pocos años después de la publicación del "Origen de las especies". Haeckel (1866) formalizó en el marco epistemológico darwiniano las clasificaciones precedentes proponiendo un grupo branquiado de origen marino, Carides, que habría originado a uno terrestre, Tracheata. Posteriormente, y luego del reconocimiento de *Limulus* como quelicerado en lugar de crustáceo y de la terrestrealización independiente de los escorpiones, persistió Tracheata como taxón (miriápodos e insectos) diferenciado de quelicerados, crustáceos y trilobites.

Un siglo después compiten dos hipótesis principales acerca de la posición de los insectos respecto a los demás grupos de artrópodos: Mandibulata (con sus variantes Atelocerata y Pancrustacea) y Unirramia. En principio, cada una de éstas debe caracterizarse de acuerdo a la hipótesis general artropodiana en que se subsumen.

Mandibulata

Este taxón fue propuesto por Snodgrass (1938) y agrupa a Crustacea, Myriapoda y Hexapoda. Presenta como hipótesis subyacente a Arthropoda como grupo monofilético, y subsume a los mandibulados como artrópodos caracterizados, entre otros aspectos, por la organización del tagma cefálico y la presencia de mandíbulas y antenas. Si bien la hipótesis de Snodgrass reconoce un origen común para todos los artrópodos, cambió radicalmente la organización interna del phylum reconocida previamente.

Mandibulata, en tanto hipótesis, fue criticada duramente durante las décadas del 50' al 70' y posteriormente rescatada a partir de la década 80' (ver Unirramia). En la actualidad, únicamente es confrontada desde grupos de investigadores especializados en faunas paleozoicas y carcinólogos quienes sostienen un parentesco estrecho entre Crustacea, Chelicerata y Trilobita (Schizorramia) (e.g., Fortey *et al.*, 1997; Emerson & Schram, 1998; Walossek & Müller, 1998).

Atelocerata vs Pancrustacea. Se han propuesto dos hipótesis contrapuestas para el arreglo interno de Mandibulata.

La primera de ellas establece a Myriapoda como grupo hermano de Hexapoda, integrando ambos el taxón Atelocerata y es la continuación del esquema clásico de Haeckel (Tracheata *s.s.*). El reconocimiento de esta relación ha tenido numerosas variantes (e.g., Labiata, Opisthognatha, Vetrovesiculata, etc.) (ver tabla 1).

Cabe destacar que la estrecha relación de parentesco entre insectos y miriápodos tuvo enorme consenso desde hace más de dos siglos hasta la actualidad, y quizás sea uno de los taxones supraordinales con mayor estabilidad en la historia de la clasificación de Arthropoda, habiendo sido reconocido tanto en hipótesis polifiléticas como monofiléticas (Brusca, 2000; Bitsch & Bitsch, 2004). Recién a partir de 1993, con el avance de la genética molecular, se cuestionó con fuerza la relación de parentesco entre miriápodos e insectos, ya que los resultados logrados sugerían que los insectos tenían una relación más estrecha con Crustacea que con Myriapoda (Akam & Averof, 1993; Averof & Akam, 1995; Akam, 1995; Boore *et al.*, 1995; Friedrich & Tautz, 1995; Telford & Thomas, 1995). Estudios posteriores continuaron con esta argumentación hasta proponer un nuevo taxón, Pancrustacea (= Tetraconata) (Zrzavý & Štys, 1997; Wilson *et al.*, 2000; Dohle, 2001).

Si bien el nuevo recorte genético brinda información contradictoria respecto a algunos arreglos en Mandibulata (por ejemplo, Myriapoda aparece tanto como grupo hermano de Hexapoda, Pancrustacea e incluso de Chelicerata), sugiere mayoritariamente tres hechos de suma importancia respecto de las relaciones externas de los insectos: 1. Mandibulata es un grupo natural, 2. Crustacea podría ser considerado parafilético y 3. Los insectos podrían considerarse "crustáceos terrestres", es decir que junto con aquellos crustáceos reconocidos (Branchiopoda, Maxillopoda, Remipedia, Cephalocarida y Malacostraca) constituyen Pancrustacea.

Estas conclusiones fueron criticadas por algunos autores (especialmente carcinólogos) pero, sin embargo, deberían tenerse en cuenta algunas cuestiones: 1. Mandibulata sería un grupo primariamente marino, 2. Crustacea se caracteriza por una amplia versatilidad de planes de organización (en particular tagmosis, apéndices y desarrollo), 3. Han sido propuestas sinapomorfías poco convincentes para Crustacea, principalmente el desarrollo del segundo par de antenas, los apéndices "birrámeos" y la larva nauplius. Considerando estas cuestiones podría concluirse que las características diagnósticas de Crustacea pueden resignificarse como propias de Mandibulata (en tanto grupo marino y anamórfico), mientras que aquellos linajes terrenalizados (e.g., Collembola, Insecta, Myriapoda) podrían haber adquirido independientemente aquellas características utilizadas para diagnosticar Atelocerata.

En este sentido, la posibilidad de otros eventos de terrestrealización no resultaría disparatada en un contexto artropodiano. Evidentemente ha habido varios eventos independientes de terrestrealización en la historia evolutiva de Arthropoda, al menos dos en Chelicerata (Scorpiones y el resto de los arácnidos) y dos en Mandibulata (Atelocerata y parcialmente en Isopoda), y en estos procesos el *baupläne* artropodiano ha respondido siempre con tendencias similares: internalización de superficies respiratorias (tráqueas, filotráqueas, pseudotráqueas), vehiculización de productos de excreción por la porción final del tubo digestivo y pérdida de la condición "birrámea" en los apéndices.

Unirramia

Este taxón fue sostenido principalmente por la carcinóloga S. M. Manton en la segunda mitad del siglo pasado (Tiegs & Manton, 1958; Manton 1964, 1972, 1977) y se encuentra sustentado inicialmente en la segunda hipótesis propuesta por

Haeckel (1896), quien había considerado sobre la base de aspectos ambientales (presencia de tráqueas) a Tracheata y Onychophora en un mismo linaje. A partir de varios estudios de corte morfológico Manton concluyó con una hipótesis polifilética para los artrópodos. De acuerdo a esta hipótesis, los diferentes grupos de artrópodos se habrían originado independientemente a partir de un stock "anelidiano" mediante el llamado "proceso de artropodización".

En consecuencia, al considerar a los atelocerados (Hexapoda + Myriapoda) más cercanamente emparentados con Onychophora que con Crustacea, la noción de Mandibulata pierde sustento, y del mismo modo la de Arthropoda. Uno de los argumentos esgrimidos por Manton para desmembrar a Mandibulata es la no-homología de las mandíbulas de Crustacea y Atelocerata. El "paradigma" polifilético de los artrópodos (condición en lugar de taxón) fue abonado posteriormente por diversas investigaciones, en particular las del embriólogo Anderson (1973, 1981), discípulo y tesista de Manton, y perduró con fuerza aproximadamente por dos décadas hasta la publicación de diversos estudios, principalmente los de J. Kukulová – Peck (1983, 1987, 1991, 1992, 1998) y más recientemente por estudios embriológicos (Popadic *et al.*, 1998; Schotlz *et al.*, 1998; Akam, 2000; Edgecombe *et al.*, 2003).

En lo que respecta a los integrantes de Mandibulata, Manton clasificó en grupos diferentes a Crustacea y Hexapoda. Con respecto a Crustacea, propuso, en sucesivos trabajos, la relación con Trilobita y Chelicerata (hipótesis denominada "TCC" o Schizorramia) e incluso formando un phylum independiente. En tanto los insectos eran clasificados en el phylum Unirramea junto a Onychophora y Myriapoda.

HEXAPODA: ¿TAXÓN O CONDICIÓN?

La naturaleza monofilética de los hexápodos ha tenido una aceptación generalizada hasta el inicio del siglo XXI. Sin embargo, la comparación de genomas mitocondriales completos (Nardi *et al.*, 2001, 2003, 2004) sugiere un posible arreglo parafilético debido a la exclusión de Collembola del clado Crustacea + Hexapoda. De acuerdo a esta hipótesis, Hexapoda dejaría de ser un taxón para convertirse en una condición: tanto Collembola como el resto de los grupos reunidos en "Hexapoda" habrían alcanzado la hexapodia independientemente.

Por otra parte, el reciente y fascinante hallazgo de *Devonohexapodus bocksbergensis* Haas et al. (Haas et al., 2003), un hexápodo marino del Devónico inferior de Alemania, aporta evidencia compatible con esta postura parafilética. Del mismo modo, *Devonohexapodus* pone en duda la mayor parte de lo que fuera sostenido en los últimos dos siglos acerca de los hexápodos: el diseño de un mandibulado con tres pares de patas no se correlaciona con un evento de terrestrealización y, siguiendo con la crisis de la hipótesis Atelocerata, una vez más se sugiere que Myriapoda e Insecta habrían colonizado independientemente el medio terrestre y por lo tanto las características compartidas habrían aparecido independientemente.

RELACIONES INTERNAS

Las discusiones más relevantes de los últimos 100 años en lo que respecta a la clasificación interna de los insectos son aquellas que atañen a los llamados grupos basales y al origen de Pterygota. Existen dos problemas principales al considerar las distintas hipótesis acerca de la clasificación de los grupos basales de Insecta. La primera es que el tratamiento seguido por los diferentes autores difiere en sus enfoques metodológicos y las fuentes de información utilizadas (e.g., Kristensen, 1998; Kukalová-Peck, 1983, 1987, 1998; Bistch & Bistch, 2004; Rastrnitsyn, 1998; Willman, 1998; Wheeler et al., 2001). La segunda de ellas es que estos autores parten de posturas, presupuestos y/o enunciados muchas veces irreconciliables, en especial lo que atañe al origen y la evolución de los diferentes complejos morfológicos que definen el plan general del grupo, en particular el tentorio, los órganos de la visión, los apéndices y el aparato de vuelo.

¿Insecta?

El nombre Insecta ha representado con el paso del tiempo a innumerables taxones, tan disímiles como Arthropoda y Ectognatha. Si bien no existe consenso sobre cuáles son los órdenes que se deben agrupar en Insecta, al menos existe un consenso mayoritario en que Collembola y Protura no lo son (= Parainsecta). La discusión se asienta en un conflicto previo, aquel sobre la naturaleza de "Entognatha". Kristensen (1998) y Wheeler et al. (2001), como ejemplos recientes de una pléthora de autores, proponen que Insecta es sinónimo de Ectognatha, es decir que ninguno de los grupos caracterizados por presentar la condición de entognatía es un insecto. Por otra parte, Kukalová - Peck (1987) propone que los dipluros, más allá de su posible condición parafilética, integran el clado Insecta por compartir un mismo plan de organización

apendicular - pleural (i.e., los artejos basales epicoxa, subcoxa, coxa y trocánter, correspondientes al coxopodito, se encuentran formando parte de las pleuras abdominales).

Entognatha

Los taxones considerados clásicamente como entognatos son Collembola, Protura y Diplura por compartir el desarrollo de pliegues cefálicos que cubren las piezas bucales. La discusión sobre la naturaleza de este agrupamiento se centra en el origen de los pliegues, es decir si estos pliegues estuvieron o no presentes en el antecesor común de estos grupos. Existen al menos tres opciones que se presentan del siguiente modo: Entognatha como taxón, como condición o ambos.

Entognatha como taxón. Boudreaux (1979), Hennig (1981) y otros autores sostienen la monofilia del grupo sobre la base de un origen único reconociendo internamente a Ellipura (Collembola + Protura). Desde esta perspectiva, Entognatha estaría organizado del siguiente modo: (Diplura (Collembola + Protura)) o (Diplura + Ellipura) y sería el grupo hermano de Insecta (=Ectognatha).

Entognatha como condición. El estudio de *Testajapyx thomasi*, un dipluro de condición ectognata del Westfaliano de Illinois, sugiere que la condición de entognatía se habría originado independientemente al menos en Diplura y Elliplura (Kukalová -Peck, 1987). Teniendo en cuenta los resultados de Nardi et al. (2001, 2003, 2004) podría concluirse que la condición de entognatía se habría originado independientemente en los tres grupos entognatos: Collembola, Protura y Diplura.

Entognatha como condición y taxón. Kukalová - Peck (1987) restringe el nombre Entognatha a Diplura y propone el siguiente arreglo interno para Insecta: Entognatha + Ectognatha. Al aceptar que la entognatía ha aparecido independientemente y que la ectognatía es plesiomórfica para los insectos, el taxón Entognatha es redefinido monotéticamente dentro de Insecta.

Apterygota

De acuerdo a la tradición linneana, establecida inicialmente por Aristóteles, el taxón Apterygota estaba integrado por aquellos taxones basales ápteros, Collembola, Protura, Diplura, Thysanura (s. l.), e incluso Siphonaptera. Posteriormente, luego de la redefinición de Insecta, Hexapoda y Entognatha (Snodgrass, 1938), Apterygota fue res-

tringido a Thysanura. Sin embargo, sobre la base de las notables diferencias en el aparato bucal y organización tentorial el taxón Thysanura (= Apterygota) entró en crisis: Thysanura fue separado en dos taxones: Archaeognatha (= Microcoryphia) y Zygentoma (= Thysanura s. s.), caracterizados por presentar una articulación mandibular monocondiliar (plesiomórfico para Hexapoda) y dicondiliar respectivamente. La crisis de Apterygota trajo aparejada al nuevo taxón Dicondylia (Zygentoma + Pterygota).

Posteriormente, surgen dos hechos importantes que deben tenerse en cuenta al tratar a Dicondylia. Uno es la naturaleza de Monura, un grupo carbonífero propuesto por Sharov (1966) y tratado por Kukalová – Peck (1985, 1987, 1991), en particular la posición sistemática de aquellos ejemplares caracterizados por presentar patas cercas asignados inicialmente a este orden ("*Dasyleptus*" en Kukalová-Peck, 1987). El segundo problema es la retención en *Tricholepidion gertschi* (Lepidotrichidae) de parte del endoesqueleto cefálico (Wygodzinsky, 1961; Kristensen, 1998; Staniczek, 2000; Hasenfuss, 2002). Teniendo en cuenta esta información el arreglo de los grupos basales de Dicondylia resulta en la actualidad algo confuso: ¿Zygentoma es un grupo mono o parafilético? ¿Representa *Tricholepidion* el grupo hermano de Zygentoma s. s. + Pterygota? ¿Cuál es la posición de Monura?

Pterygota

El taxón Pterygota fue erigido por Brauer (1885) para incluir a todos los insectos con alas. Pocos años después, la interpretación del patrón de nerviación alar en Odonata mediante la recapitulación del patrón de traqueación larval (Comstock & Needham, 1898, 1899; Needham, 1903) provocaron casi ochenta años de malentendidos acerca del origen de Pterygota. Estos malentendidos desembocaron en posturas mono, di o polifiléticas que intentaban responder la siguiente pregunta: ¿Son las alas estructuras homólogas en todos los órdenes?

Sin entrar en detalles, la interpretación de las venas medianas en Odonata sugirió que las alas aparecieron independientemente al menos en dos oportunidades. Por esta razón Pterygota (definido monotéticamente por la presencia de alas) no podía ser considerado como un grupo monofilético. En la década de 1980, a partir del hallazgo de odonatoideos del Paleozoico superior de la Argentina por parte de S. Archangelsky y R. Leguizamón y la afortunada intervención de R.A. Ronderos del Museo de La Plata, Riek & Kukalová-Peck (1984) demostraron que las

interpretaciones del patrón de nerviación de Odonata estaban equivocadas proponiendo una hipótesis general acerca del origen único de las alas en todos los órdenes de Pterygota.

Si bien la hipótesis monofilética tiene hoy día un importante consenso y más allá de las consecuencias que trae aparejada respecto a la clasificación, aun no ha respondido a las preguntas más importantes acerca del origen de Pterygota: ¿Cuál ha sido el escenario evolutivo: acuático o terrestre? ¿Cuál ha sido el tipo de ala original: lóbulos paranotales fijos o exitas articuladas? ¿Cómo ha surgido la metamorfosis?

Paleoptera

La discusión sistemática de Paleoptera es múltiple y ha ocupado a numerosos autores por varias décadas. En primer lugar deben abordarse los posibles significados y usos del término "paleóptera" y establecer si paleóptera es:

- Una condición: tipo articulación alar caracterizada por la presencia de dos escleritos principales, el humeral y el axilar, que impide el plegamiento de las alas.
- Un taxón: integrado por Ephemeroptera, Odonata y grupos fósiles, como por ejemplo Permothemistida, Paleodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea y Protodonata.
- Es condición que justifica un taxón.
- No es ni condición ni taxón.

Paleóptera como condición. Como condición se plantea al menos tres opciones acerca de su origen:

1. La articulación paleóptera es plesiomórfica y de ella deriva el tipo neóptero. En este caso Paleoptera no debería considerarse como taxón ya que estaría basado sobre una simplesiomorfía (ver Metapterygota vs. Opisthoptera).
2. La articulación paleóptera es una simplificación derivada de una condición basal neóptera.
3. Ambos tipos de articulación (paleóptero y neóptero) derivan de un plan básico previo. Esta hipótesis, propuesta por Kukalová – Peck, establece que el aparato de vuelo (alas, articulación y musculatura relacionada), es homólogo en Pterygota. Esta autora también propone que el vuelo no habría tenido un origen único, por lo que en algunos grupos se habrían seleccionado independientemente modificaciones a estas estructuras; siguiendo este mismo razonamiento la organización de los escleritos articulares sería una condición al-

canzada independientemente (Kukalová – Peck, 1978, 1983; Kukalová – Peck & Richardson, 1983)

Paleoptera como taxón. Martynov (1925), sobre la base del plan de articulación alar y algunas características del patrón de nerviación, fue el primero en proponer la división de Pterygota en Paleoptera y Neoptera. Si bien esta hipótesis abonó las primeras propuestas polifiléticas de Pterygota (e.g., Lemche, 1940), la misma ha logrado un importante consenso (ver Neoptera). Posteriormente, Kukalová-Peck (1983, 1985) justifica la entidad taxonómica de Paleoptera no por la articulación alar, sino por algunas sinapomorfías presentes en los patrones de nerviación alar, en particular el origen de la mediana y la presencia de una intercalar entre la cubital y la anal. Cabe señalar que el carácter taxonómico de Paleoptera, al menos en sentido estricto de Odonata + Ephemeroptera, ha recibido apoyo también desde la postura polifilética de Neoptera, donde se lo reconoce con el nombre Libelluliformes (Rasnitsyn, 1998).

Debido a la existencia de grupos paleópteros paleozoicos que poseían la capacidad de plegar sus alas se logra una interesante paradoja lingüística. En el sentido de Kukalová – Peck, Paleoptera es un taxón que no respeta la etimología de su nombre: no todos los Paleoptera son paleópteros.

Metapterygota vs Opisthoptera. Una de las consecuencias que surgen al considerar que la condición paleóptera es plesiomórfica para Pterygota es: ¿Cuál es el grupo hermano de Neoptera? Teniendo en cuenta los grupos paleópteros actuales existen sólo dos probabilidades: Odonata o Ephemeroptera. Bajo el nombre Metapterygota se reconoce la monofilia de Odonata + Neoptera (Hennig, 1953; Kristensen, 1975). Por el contrario, Boudreaux (1979) propone a Ephemeroptera como grupo hermano de Neoptera (Ephemeroptera + Neoptera = Opisthoptera).

En los inicios del siglo XXI, Hovmöller *et al.* (2002) y Ogden & Whiting (2003) retoman la cuestión bajo el lema "el problema Paleoptera" y concluyen de modo similar afirmando que los caracteres genéticos soportan las tres opciones taxonómicas (Paleoptera, Metapterygota y Opisthoptera), mientras que los morfológicos varían de acuerdo a la interpretación de cada autor. Recientemente han sido publicadas varias investigaciones que sostienen al clado Metapterygota (Fürst von Lieven, 2000; Staniczek, 2000; Wheeler *et al.*, 2001)

Evidentemente el tratamiento sistemático de Paleoptera está lejos de resolverse. Si el auxilio

del recorte genético molecular no es suficiente y el morfológico no logra mayor consenso, es probable que deba esperarse a que de algún modo se establezca cuál ha sido el escenario evolutivo del origen del vuelo.

Neoptera

Desde la propuesta de Martynov (1925) la monofilia del taxón Neoptera ha logrado un acuerdo generalizado. Sin embargo, en la última mitad del siglo XX se ha planteado una hipótesis alternativa.

Rasnitsyn (1976, 1998) divide, sobre la base de un recorte funcional y paleo-morfológico, a Pterygota (= Scarabaeona) en dos grupos: Scarabaeones y Gryllones. Gryllones es considerado un grupo monofilético que reúne a aquellos órdenes que conforman Polyneoptera u Orthopteroidea *s.l.*, mientras que Scarabaeones agrupa al resto de los insectos pterygotas. Más allá del carácter parafilético que exhibiría Scarabaeones, esta hipótesis sostiene dos enunciados poco comunes en la literatura entomológica reciente: 1. Neoptera no es monofilético, y 2. los órdenes reunidos en Polyneoptera conforman un taxón monofilético.

Debido a que Neoptera concentra a la mayoría de los órdenes de insectos y/o hexápodos no debe sorprender la coexistencia de diversas propuestas clasificatorias y nomenclatorias a nivel supraordinal (Tabla 2). Una de las primeras distinciones a hacer es la de la diferenciación entre exo y endopterigotas (aunque esta distinción incluya a Paleoptera). El desarrollo de las alas en Pterygota presenta, como es bien sabido, dos tipos generales: uno donde los esbozos alares (las alas son alas en tanto son funcionales, en principio, en el vuelo) crecen de modo externo, y otro donde su posición es interna y su desarrollo se produce mayoritariamente en el momento de la metamorfosis. Debido a que las alas son derivados apendicularres o derivados notopleurales, la condición basal es la externalidad y por lo tanto Exopterygota no conforma un nuevo taxón, o en todo caso debería ser considerado sinónimo de Pterygota. Contrariamente, existe consenso en la monofilia de Endopterygota (= Oligoneoptera, Holometabola, Endoneoptera), ya que se considera que la aparición del desarrollo holometábolo en este grupo fue única.

Los diferentes sistemas superordinales propuestos para Neoptera respetan, en general, las relaciones de parentesco de tres grupos, coloquialmente conocidos como Orthopteroidea,

Hemipteroidea y Holometabola. Sin embargo, no existe un consenso generalizado respecto a la posición de algunos órdenes (e.g., Plecoptera, y Zoraptera).

El sistema de Martynov. Es el sistema superordinal más ampliamente utilizado en libros de texto. Martynov (1925), de acuerdo principalmente a la nerviación de la región anal de las alas posteriores y al número de túbulos de Malpighi, reconoció tres grupos: Polyneoptera, Paraneoptera y Oligoneoptera. En la actualidad se considera que no hay sinapomorfías que sostengan a Polyneoptera, ya que sus características diagnósticas representarían la condición ancestral en Neoptera.

El sistema de Ross - Hamilton. Estos autores, sobre una base morfológica, propusieron en la segunda mitad del siglo XX sólo dos grupos: Pliconeoptera y Planoneoptera (Ross, 1955; Hamilton, 1971). Los Pliconeoptera incluyen a los mismos órdenes de Polyneoptera, excepto Plecoptera y Zoraptera, mientras que Planoneoptera es aproximadamente equivalente a Paraneoptera + Oligoneoptera de Martynov. El taxón Planoneoptera concuerda, en general, con Eumetabola soportado por estudios recientes (Wheeler *et al.*, 2001)

El sistema de Kukalová – Peck. Fue propuesto en la década del 90^o sobre la base de un pormenorizado análisis de los distintos patrones de nerviación de grupos actuales y de representantes de grupos paleozoicos de afinidad incierta, como por ejemplo "Protorthoptera", Paoliidae y Cacurgidae (Kukalová – Peck, 1991; Kukalová – Peck & Brauckmann, 1992; Kukalová – Peck & Peck, 1993). Reconoce cinco grupos: Pleconeoptera, Orthoneoptera, Blattoneoptera, Hemineoptera y Endoneoptera. Este sistema distingue más linajes que los anteriores debido a la división de Polyneoptera en Pleconeoptera, Orthoneoptera y Blattoneoptera. Si bien acuerda con Hamilton en la diferenciación de Plecoptera y Polyneoptera, propone un arreglo novedoso al separar a Blattoneoptera (Blattodea + Isoptera + Mantodea) de los ortopteroides (Orthoneoptera) por no reconocer sinapomorfías en común. Con respecto a Zoraptera, contrariamente a las afinidades propuestas con los hemipteroideos (Kristensen, 1975; Hennig, 1981) ubica a este orden dentro de Blattoneoptera.

LA BÚSQUEDA DE LA CLASIFICACIÓN PERFECTA

Este brevísimo e incompleto recorrido de la historia de la clasificación de los insectos nos permite

considerar, del mismo modo que el Menard de Borges, que la repetición más exacta y estricta se puede relacionar a veces con el máximo de diferencia. La utilización de los mismos nombres, repetidos una y otra vez en innumerables trabajos, nos remite casi siempre a conceptos diferentes. Estas repeticiones, si bien no modifican en nada el objeto que se repite deberían cambiar en algo al que las contempla. Por eso es fundamental tener en cuenta la diferencia en cada repetición, cuando se repite el nombre de un taxón en diferentes clasificaciones, por ejemplo Tracheata, es necesario tener presente tanto al texto original como a aquel donde ese se inserta. La multiplicidad de conceptos comunicados con un mismo nombre hace del estudio de las clasificaciones en las Ciencias Naturales una tarea un poco más ardua de lo esperado en cualquier sistemática. Más aun en lo que respecta a los artrópodos y a los insectos, donde la cantidad de propuestas clasificatorias parece querer estar a la par de su riqueza específica.

Por otra parte, al ser las normas nomenclatoriales en las categorías superiores menos estrictas, también se produce el efecto inverso: muchas veces un mismo concepto se nos presenta con más de un nombre. Por ejemplo el clado (Myriapoda + Hexapoda) ha recibido al menos tres nombres que hacen referencia a la misma característica: Atelocerata, Monantennata y Antennata. Todos estos nombres refieren a la presencia de antenas y los dos primeros intentan expresar una diferencia fundamental con Crustacea, un par en lugar de dos. A estos nombres también podríamos sumarle Tracheata y Unirramia. Si bien todos representan al mismo taxón, y podrían considerarse sinónimos, el significado de (Myriapoda + Hexapoda) cambia de acuerdo al autor y al contexto en que lo utiliza. Aunque nos remita al mismo concepto, definitivamente no es lo mismo Atelocerata en un trabajo de Manton que en uno de Snodgrass. Cada hipótesis está envuelta en un sistema de citas de otros textos como un nudo en una red. El resultado de esta profusión taxonómica y nomenclatorial no necesariamente debe ser visto como un concierto de entes con implicancias negativas (como generalmente lo consideran los alumnos de cursos como Artrópodos y Entomología), también podemos elegir pararnos frente a esta maravillosa pluralidad bajo el estimulante efecto positivo de la diversidad.

Finalmente, podría decirse que esta enorme cantidad de propuestas y sistemas taxonómicos, con sus innumerables variantes, es consecuencia del trabajo de una gran cantidad de personas que trataron o tratan de alcanzar la meta de una clasificación perfecta. Una clasificación que nunca se alcanzará. Por esta razón, la taxonomía en las Ciencias Natura-

les, en tanto lengua vehicular, puede entenderse también como un efecto colateral de la búsqueda utópica de una lengua perfecta.

Quizás, podríamos llegar a considerar la posibilidad de que el mítico primer taxónomo, Adán, en esa época donde el nombre expresaba la naturaleza de

las cosas, haya dedicado el tiempo o tenido la paciencia o la obsesión suficiente para nombrar a todas las especies de insectos. Y tal vez, desde esta perspectiva, por simple analogía, pueda aceptarse que la multiplicidad de propuestas entomológicas de los últimos tres siglos es un esperado resultado de la *confusio linguarum* babilónica.

Tabla 1. Algunos ejemplos de nombres que fueron dados a taxones integrados por insectos desde 1735 (las consideraciones s.s. y s.l. corresponden a esta contribución).

TAXONES	NOMBRES
Relaciones externas	
Coleoptera + Angioptera + Hemiptera + Aptera (incl. Crustacea, Myriapoda y Chelicerata)	Insecta
Onychophora + Myriapoda + Insecta	Unirramia s. l.
Arachnida + Myriapoda + Insecta	Tracheata s. l.
Crustacea + Myriapoda + Hexapoda	Mandibulata
Myriapoda + Hexapoda / "Myriapoda" + Hexapoda	Antennata Atelocerata Monantennata Tracheata s. s. Unirramea s. s.
Diplopoda + Pauropoda + Symphyla + Hexapoda	Labiata Labiophora
Symphyla + Hexapoda	Ventrovesiculata
Chilopoda + Hexapoda	Opisthogoneata
Crustacea + Hexapoda / "Crustacea" + Hexapoda	Panscrustacea Tetraconata
Relaciones internas	
Parainsecta (= Ellipura) + Diplura + Archaeognatha + Dicondylia	Hexapoda s. l.
Entognatha + Ectognatha	Insecta s. l.
Entognatha s. s. (= Diplura) + Ectognatha	Insecta s.l.
Protura + Diplura + Archaeognatha + Dicondylia	Hexapoda s. s.
Archaeognatha + Dicondylia	Ectognatha Insecta s. s.

Tabla 2. Correspondencia entre los principales sistemas nomenclatoriales de taxa superordinales en Pterygota.

	MARTYNOV	ROSS / HAMILTON	KUKALOVÁ-PECK
Exopterygota	Paleoptera		
	Polyneoptera	Pliconeoptera	Orthoneoptera
			Blattoneoptera
Paraneoptera	Planoneoptera (+ Plecoptera)	Pleconeoptera	
Oligoneoptera		Hemineoptera	
Endopterygota			Endoneoptera

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AKAM, M. 1995. Hox genes and the evolution of diverse body plans. *Phil. Trans. R. Soc. London, B*, 349: 313-319.
- AKAM, M. 2000. Arthropods: Development diversity within a (super) phylum. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 97 (9): 4438-4441.
- AKAM, M. & M. AVEROF. 1993. HOM/Hox genes of *Artemia*: implications for the origin of insect and crustacean body plans. *Current Biology* 3: 73-78.
- ANDERSON, D. T., 1973. *Embriology and Phylogeny of Annelids and Arthropods*. Pergamon Press, New York.

5. ANDERSON, D. T. 1981. Origins and relationships among the animal phyla. *Proc. Lin. Soc. N.S.W.* 106: 151-166.
6. AVEROF, M & M. AKAM. 1995. Insect – crustacean relationships: insights from comparative developmental and molecular studies. *Phil. Trans. R. Soc. London, B*, 347: 293-303.
7. BITSCH, C. & J. BITSCH. 2004. Phylogenetic relationships of basal hexapods among mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. *Zool. Scripta* 33: 511-550.
8. BOORE, J.L., T.M. COLLINS, D. STANTON, L.L. DAEHLER & W.M. BROWN. 1995. Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA rearrangements. *Nature* 376: 163-165.
9. BOUDREAUX, H.B. 1979. *Arthropod Phylogeny with Special Reference to Insects*. Wiley, New York.
10. BRAUER, F. 1885. Systematische – zoologische Studien. *Sitzungsberichte der (K.) Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematische – naturwissenschaftlichen Klasse* 91: 237-431.
11. BRUSCA, R. C. 2000. Unraveling the history of Arthropod diversification. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 13-25.
12. COMSTOCK, J.H. & J.G. NEEDHAM. 1898. The wings of insects. *Am. Nat.* 32: 43-48, 81-89, 231-257, 335-340, 412-424, 561-565, 769-777, 903-911.
13. COMSTOCK, J.H. & J.G. NEEDHAM. 1899. The wings of insects. *Am. Nat.* 33: 117-126, 573-582, 845-860.
14. DOHLE, W. 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion on some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophylic unit Crustacea + Hexapoda. *Ann. Soc. Ent. Fr. (NS)* 37: 85-103.
15. ECO, U. 1997. *Kant y el ornitorrinco*. Editorial Lumen, Barcelona.
16. EDGECOMBE, G.D., S. RICHTER & G.D.F. WILSON. 2003. The mandibular gnathal edges: homologous structures throughout Mandibulata? En: M. Hamer (ed.) *Proceedings of the 12th International Congress of Myriapodology, African Invertebrates* 44, pp. 115-135.
17. EMERSON, M.J. & F.R. SCHRAM. 1998. Theories, patterns, and reality: game plan for arthropod phylogeny. En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 67-86.
18. FORTEY, R.A.D.E.G. BRIGGS & M.A. WILLS. 1997. The Cambrian evolutionary 'explosion' recalibrated. *BioEssays* 19: 429-434.
19. FOUCALT, M. 1970. *La arqueología del saber*. Siglo XXI Editores.
20. FRIEDRICH, M. & D. TAUTZ. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* 376: 165-167.
21. FÜRST VON LIEVEN, A. 2000. The transformation from monocondylous to dicondylous mandibles in the Insecta. *Zool. Anz.* 239: 139-146.
22. HAAS, F., D. WALOSECK & R. HARTENBERGER. 2003. *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. *Org. Divers. Evol.* 3: 39-54.
23. HAECKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlín.
24. HAECKEL, E. 1896. *Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere. II*. Berlín.
25. HAMILTON, K.G.A. 1971. The insect wing, Part I. Origin and development of wings from notal lobes. *J. Kans. Ent. Soc.* 44: 421-433.
26. HASENFUSS, I. 2002. A possible evolutionary pathway to insect flight starting from lepidopteran organization. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 40: 65-81.
27. HENNIG, W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.* 3: 1-85.
28. HENNIG, W. 1981. *Insect Phylogeny*. Academic Press, New York.
29. HOVMÖLLER, R., T. PAPE & M. KÄLLERSJÖ. 2002. The Paleoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics* 18: 313-323.
30. KRISTENSEN, N.P. 1975. The phylogeny of the hexapod "orders": A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evol.* 13: 1-44.
31. KRISTENSEN, N.P. 1998. The groundplan and basal diversification of the hexapods. En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 281-294.
32. KUKALOVÁ – PECK, J. 1978. Origin and evolution of insects wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *J. Morphol.* 156: 53-126.
33. KUKALOVÁ – PECK, J. 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can J. Zool.* 61 (7): 1618-1983.

34. KUKALOVÁ – PECK, J. 1985. Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera). *Can. J. Zool.* 63: 933-955.
35. KUKALOVÁ – PECK, J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.* 65: 2327-2345.
36. KUKALOVÁ – PECK, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: *The Insects of Australia*, 2nd Ed., CSIRO, Melbourne University Press, Carlton.
37. KUKALOVÁ – PECK, J. 1992. The "Unirramia" do not exist: The ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.* 70: 236-255.
38. KUKALOVÁ – PECK, J. 1998. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structures. En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 249-268.
39. KUKALOVÁ – PECK, J. & C. BRAUCKMANN. 1992. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). *Can. J. Zool.* 70: 2452-2473.
40. KUKALOVÁ – PECK, J. & S.B. PECK. 1993. Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). *Syst. Ent.* 18: 333-350.
41. KUKALOVÁ – PECK, J. & E.S. RICHARDSON. 1983. New Homiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. *Can. J. Zool.* 61: 1670-1687.
42. LEMCHE, D. 1940. The origin of winged insects. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren.* 104: 127-168.
43. LINNEO, C. 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematica proposita per classes, ordines, genera et species*. Primera edición.
44. MANTON, S.M. 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc. London, B*, 24: 1-183.
45. MANTON, S.M. 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and the evolution of the hexapod classes. *Zool. J. Linn. Soc.* 51: 203-400.
46. MANTON, S.M. 1977. *The Arthropoda: Habits, Functional Morphology and Evolution*. Clarendon Press, Oxford.
47. MARTYNOV, A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. *Z. Morphol. Oekol.* 4: 465-501.
48. MAYR, E. & W.J. BOCK. 2002. Classifications and other ordering systems. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 40: 169-194.
49. NARDI, F. A. CARAPELLI, P.P. FANCIULLI, R. DALLAI & F. FRATI. 2001. The complete mitochondrial DNA sequence of the basal Hexapod *Tetradontophora bielanensis*: Evidence for heteroplasmism and tRNA translocations. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1293-1304.
50. NARDI, F., G. SPINSANTI, J.L. BOORE, A. CARAPELLI, R. DALLAI & F. FRATI. 2003. Hexapod Origins: Monophyletic or Paraphyletic? *Science* 299: 1887-1889.
51. NARDI, F., G. SPINSANTI, J.L. BOORE, A. CARAPELLI, R. DALLAI & F. FRATI. 2004. Response to Comment on "Hexapod Origins: Monophyletic or Paraphyletic?". *Science* 301: 1482.
52. NEEDHAM, J.G. 1903. A genealogic study of dragonfly wing venation. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 26: 703-764.
53. ODGEN, T.H. & M.F. WHITING. 2003. The problem with "the Paleoptera Problem": sense and sensitivity. *Cladistics* 19: 432-442.
54. PLEIJEL, F. & M. HARLIN. 2003. Phylogenetic nomenclature is compatible with diverse philosophical perspectives. *Zool. Scripta* 33: 587-591.
55. POPADIC, A., A. ABZHANOV, D. ROUSCH & T.C. KAUFMAN. 1998. Understanding the genetic basis of morphological evolution: the role of homeotic genes in the diversification of the arthropod bauplan. *Int. J. Dev. Biol.* 42: 453-461.
56. RASNITSYN, A.P. 1976. On the early evolution of insect and the origin of Pterygota. *Zhurnal Obshchey Biologii* 37: 543-555.
57. RASNITSYN, A.P. 1998. Problem of the basal dichotomy of the winged insects. En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 237-248.
58. RIEK, E.F. & J. KUKALOVÁ – PECK. 1984. A new interpretation of dragonfly venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Can. J. Zool.* 62 (6): 1150-1166.

59. ROSS, H.H. 1955. Evolution of the insect orders. *Ent. News* 66: 197-208.
60. SCHOTLZ, G., B. MITTMANN & M. GERBERDING. 1998. The pattern of *Distal-less* expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. *Int. J. Dev. Biol.* 42: 801-910.
61. SHAROV, A.G. 1966. Basic arthropodan stock. *Pergamon Press, New York*.
62. SNODGRASS, R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson. Misc. Coll.* 97: 1-159.
63. STANICZEK, A.H. 2000. The mandible of silverfish (Insecta: Zygentoma) and mayflies (Ephemeroptera): its morphology and phylogenetic significance. *Zool. Anz.* 239: 147-178.
64. TELFORD, M.J. & R.H. THOMAS. 1995. Demise of the Atelocerata? *Nature* 376: 123-124.
65. TIEGS, O.W. & S.M. MANTON. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.* 33: 255-337.
66. WALOSSEK, D. & K.J. MÜLLER. 1998. Cambrian 'Orsten'- type arthropods and the phylogeny of Crustacea. *En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 139-154.
67. WHEELER, W.C., M. WHITING, Q.D. WHEELER & J.M. CARPENTER. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.
68. WILLMANN, R. 1998. Advances and problems in insect phylogeny. *En: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.), Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 269-280.
69. WILSON, K., V. CAHILL, E. BALLMENT & J. BENZIE. 2000. The complete sequence of the mitochondrial genome of the crustacean *Penaeus monodon*: are malacostracan crustaceans more closely related to insects than to branchiopods? *Mol. Biol. Evol.* 17: 863-874.
70. WYGODZINSKY, P. 1961. On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). *Ann. Ent. Soc. Am.* 54: 621-627.
71. ZRZAVY, J. & P. ŠTYS. 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *J. Evol. Biol.* 10: 353-367.

Recibido: 10-XI-2005

Aceptado: 25-XI-2005