

La nematología como objeto y sujeto de la taxonomía

Nematology as subject and object of taxonomy

M^a Cristina Zancada (*)

PALABRAS CLAVE: Nematodos, Taxonomía, Métodos taxonómicos.

KEY WORDS: Nematodes, Taxonomy, Taxonomic methods.

RESUMEN

La taxonomía, ciencia de la clasificación e identificación, ha atravesado diferentes etapas a lo largo de la historia, lo que ha dado como resultado el reconocimiento de distintos tipos de taxonomía, según el método empleado en la identificación de las especies.

Los nematodos constituyen un tronco de invertebrados con un gran número de individuos y de especies y una enorme adaptabilidad y diversidad que les ha llevado a estar presentes en todos los ambientes. Estas características los convierten en uno de los mejores sujetos y objetos de la taxonomía, ya que, por un lado, necesitan de la taxonomía para que sus especies sean identificadas, antes de emprender su estudio dentro de cualquiera de las disciplinas en que están implicados, y por otro, su versatilidad proporciona gran cantidad de información que sin duda puede servir de base para otros estudios taxonómicos, al ser susceptibles de aplicar los diferentes métodos de taxonomía que se utilizan en la actualidad.

ABSTRACT

Taxonomy, the science of classification and identification, has gone through different phases along history. This has led to the recognition of several types of taxonomy, depending on the method employed to identify the species.

Nematodes are a *phylum* of invertebrates made up of a large number of individuals and species with a huge adaptability and diversity, which have let them live in all environments. These characteristics make them be one of the best subjects and objects of taxonomy. On one hand, they need taxonomy so that their species can be identified before being studied from the point of view of any other discipline in which they are involved. On the other hand, their versatility provides such an amount of information that can undoubtedly serve as a basis for other taxonomic studies, since it is feasible to apply to nematodes the different taxonomic methods being used at present.

(*) Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC, Serrano 115 dpdo. 28006 Madrid.

1. INTRODUCCIÓN

En taxonomía el primer escollo surge ya en su propia definición; existen numerosas definiciones sobre esta disciplina y sus objetivos, pero aquí vamos a recoger solamente aquéllas que abren paso a nuestra discusión.

SIMPSON (1961) define la taxonomía como el estudio teórico de la clasificación que incluye sus bases, principios, procedimientos y reglas. Para SOKAL (1966) el propósito de la taxonomía es agrupar objetos para clasificarlos en taxones naturales, en tanto que ALLEN & SHER (1967) consideran como uno de los primeros objetivos de la taxonomía el posibilitar la identificación de las especies y taxones de rango superior. MAYR (1969) la define como la teoría y la práctica de la clasificación de los organismos, y para SOKAL (1974) incluye tanto la clasificación como la identificación; es la ciencia de cómo clasificar e identificar. Según ALVARADO *et al.* (1975), la taxonomía abarca aquellos aspectos de la sistemática que se ocupan de la ordenación de los diversos animales en grupos sistemáticos que son los taxones. ALVARADO (1982) señala que la taxonomía pretende establecer una ordenación de los seres vivos basada en la subordinación de caracteres que confieren a los taxones unos valores jerárquicos. Finalmente SIDDIQI (1986) indica que la taxonomía es una ciencia fundamental que se ocupa del reconocimiento de los taxones.

De todas estas definiciones consideramos la de SOKAL (1974) como la más clara y concisa, ya que reúne los tres conceptos definitorios de la taxonomía: ciencia, clasificación e identificación, que no figuran unidos en ninguna otra definición y que vamos a analizar a continuación.

Que es una ciencia no admite discusión; pero además, en la definición del método científico se enuncia que: «el ideal de una ciencia es establecer una serie de proposiciones ordenadas jerárquicamente de modo que unas sirvan de fundamento a las otras; las proposiciones de nivel más bajo se refieren a los hechos particulares y las de nivel más elevado a una ley que sea lo más general posible». Éste es precisamente el método de la Taxonomía.

ALVARADO *et al.* (1975) consideran la taxonomía como una parte importante de la sistemática; en nuestra opinión es la base de ésta, puesto que según la idea más generalizada, la sistemática estudia las relaciones filogenéticas de los organismos, y es obvio que la primera tarea ha de ser la clasificación e identificación de éstos, ambas misiones concretas de la taxonomía, que la caracterizan como ciencia descriptiva, dado que observa la diversidad de los organismos, y experimental ya que quiere saber el porqué de esa diversidad, apoyándose para ello en diferentes ramas de la biología, como morfología, fisiología, citología y genética, así como en la ecología y la biogeografía, a las que a su vez sirve de base.

Clasificar es distribuir hechos, objetos o seres en grupos o clases en función de semejanzas o diferencias perceptibles. La clasificación científica debe ser una ordenación natural, esto es debe representar un orden objetivo de la Naturaleza, al margen de cualquier otro interés.

Los principios de la clasificación y su aplicación científica comenzaron con Aristóteles (384-322 a.C.) quien expuso en sus Tratados de lógica los principios formales básicos del «método de división»: Subdivisión sucesiva de una secuencia de géneros y especies que desemboca en una definición esencial de un tipo o forma natural (entiéndase especie, no como categoría taxonómica naturalmente, sino según la definición de la lógica aristotélica, como un concepto con el que se predica la esencia del

sujeto y que resulta de la adición al género de la diferencia específica). Sin embargo, su método de división resultó insuficiente ante la complejidad del mundo orgánico, al no poder definir ni delimitar adecuadamente los tipos naturales de animales reconocidos intuitivamente, que parecían sólo caracterizables mediante «muchas diferencias» relacionadas como un todo complejo.

Durante el Renacimiento, su seguidor Andrea Cesalpino introdujo una división jerárquica del mundo vegetal en «grupos naturales» al utilizar los caracteres de las estructuras implicadas en las funciones primarias de las plantas, especialmente las reproductoras. En este modelo se basaron muchos otros modelos de clasificación y sobre todo el de Linneo, quien utilizó caracteres externos y órganos de alimentación y locomoción para su clasificación, así como algunas diferencias internas del sistema circulatorio para definir las principales divisiones del Reino Animal. Paralelamente, surgió un modelo alternativo a la «clasificación natural» basado en el aspecto general o *habitus*, más que en el parecido de algunas estructuras presumiblemente esenciales. Para los seguidores de este modelo (Blumenbach y Adanson), el complejo de caracteres asociados en el *habitus* revelaba un plan de organización más profundo que el manifestado por la anatomía interna.

En dirección contraria, las conclusiones de Darwin sobre la base filogenética de la clasificación natural, fueron acogidas con entusiasmo por muchos de sus discípulos, en especial por Haeckel, quien inició la práctica de construir árboles genealógicos para representar las relaciones filogenéticas de los grupos orgánicos.

Con estas dos concepciones diferentes se ha sentado ya pues los orígenes de las dos escuelas de clasificación, fenética y filogenética, sobre las que volveremos más adelante; aunque cabe destacar aquí que, según MAGGENTI (1983), la clasificación no puede demostrar la filogenia, sino todo lo más reflejarla, ya que las filogenias se establecen mediante dendrogramas que sitúan las categorías superiores en la base y de ellas parte la ramificación a las categorías inferiores, en tanto que las clasificaciones se construyen e interpretan al contrario, partiendo desde la especie hacia las categorías superiores.

Según SOKAL (1966), una vez que se ha establecido una clasificación, la identificación consiste en la ubicación de objetos adicionales no identificados en su clase correcta. Para DE CONINCK (1962) la identificación es la tarea base del trabajo sistemático, es la fase analítica y descriptiva que lleva a la identificación del objeto estudiado. Es en esta fase en la que el taxónomo se enfrenta con una serie de preguntas a las que ha de responder, y la primera de ellas es si el individuo o grupo de individuos que está estudiando pertenece a una especie ya conocida, si tiene o no caracteres comunes con ella, si son más importantes las semejanzas o las diferencias que existen entre ellas, si son suficientes, si es este o aquel carácter una expresión de la diversidad específica o de la variabilidad intraespecífica, cuáles son los diversos factores que influyen en esa variabilidad, etc. Estas y otras cuestiones que se le plantean al taxónomo al estudiar una población de organismos concreta y homogénea, sólo encuentran respuesta en su experiencia, esto es en el conocimiento adquirido del mayor número posible de aspectos sobre el grupo en cuestión; esto naturalmente implica una especialización taxonómica que, nos guste o no, es imprescindible. En este sentido, VALLOTON (1987), en sus reflexiones sobre el presente y el futuro de la Nematología, subraya que el futuro de la identificación específica pertenecerá a los taxónomos «puros» especializados.

2. TIPOS DE CARACTERES Y DE TAXONOMÍA

La taxonomía pues clasifica e identifica los seres vivos de acuerdo con una serie de caracteres que deben ser definidos y jerarquizados, es decir los caracteres que se utilizan para definir una especie deben tener un significado biológico y, una vez reconocido éste, debe otorgarse a cada uno una importancia relativa dentro de la serie. Según el principio general de la taxonomía, los caracteres más generales definen a los taxones superiores a los que se subordinan los taxones de rango descendente definidos por caracteres menos generales. Naturalmente esta elección y jerarquización de caracteres se presta a un cierto grado de subjetividad, que además no es constante ya que corre paralela al desarrollo de nuestros conocimientos. En primer lugar el número y la calidad de los caracteres, así como su importancia relativa (ZANCADA *et al.*, 1988), es un tema controvertido y sujeto a continua revisión. En la actualidad, y para tener una visión más concreta, se tiende a incluir además de caracteres morfológicos, otros aspectos fisiológicos, bioquímicos, etc. Así, SIDDIQI (1986), en su estudio de los nematodos del orden Tylenchida, distingue: taxonomía morfológica, taxonomía bioquímica, taxonomía citogenética, cladismo y taxonomía fenética. En todas ellas, que nosotros consideramos complementarias, se tienen en cuenta las diferencias y semejanzas observadas entre los diferentes caracteres a los que la taxonomía convencional da distinto valor, aunque como indican MOSS & WEBSTER (1970) las razones de esa valoración diferencial rara vez se explican. Una excepción a este hecho la encontramos en KLUGE & FARRIS (1969) quienes dan menor peso a los caracteres que presentan una alta variabilidad intraespecífica, dando la explicación de que es probable que estos caracteres cambien rápidamente en respuesta a la selección; por otro lado muchos biólogos mantienen que los rasgos que indican un origen evolutivo común deben tener mayor peso, pero la decisión de cuáles son esos rasgos se presenta en muchos casos carente de base.

En sentido opuesto, los taxónomos fenéticos hacen tabla rasa y dan el mismo valor a todos los caracteres; sin embargo esta postura no es tan drástica como parece ya que, como señala SOKAL (1974), la selección y el reconocimiento de los caracteres no son más que un ejemplo extremo de valoración. Podríamos decir que intuitivamente se realiza una valoración diferencial, en tanto que objetivamente no. Con esta idea ALVARADO (1982) resume que cada grupo taxonómico —independientemente del método empleado en su designación— consta de una parte concreta y objetiva: el conjunto de caracteres que lo identifican, y una subjetiva: la selección de esos caracteres. A este respecto, está generalmente aceptado que la única categoría taxonómica con una definición «objetiva» es la especie, aumentando la subjetividad con los taxones de rango superior.

3. ORIGEN Y ETAPAS DE LA TAXONOMÍA

La taxonomía es tan antigua como el hombre, y probablemente nació de una necesidad de supervivencia, al distinguir ante todo entre comestible / no comestible y peligroso / no peligroso. De acuerdo con esto, las primeras clasificaciones fueron monotéticas en sentido estricto. SOKAL (1974) manifiesta que, incluso antes de la aparición del hombre, la capacidad clasificatoria debe haber sido un componente conveniente en la evolución biológica.

Con el correr del tiempo y al observar, como expone JEFFREY (1976), que los organismos vivos poseían ciertas características peculiares, mediante las cuales éstos podían ser fácilmente identificados y agrupados dentro de unas categorías diferenciables y reconocibles, tiene lugar el nacimiento de la taxonomía en la que, según ALVARADO (1982) pueden distinguirse tres etapas: la primera etapa, la morfológica, también llamada alfataxonomía o taxonomía clásica, que comienza con Aristóteles y culmina con Linneo; la segunda etapa es la darwiniana, evolucionista o filogenética, también llamada betataxonomía, que pasó de la simple descripción de las especies a intentar conocer el parentesco de cada una; y la etapa actual, a la que algunos llaman taxonomía omega, y que mediante métodos «modernos» investiga a nivel de especie, pero tomada ésta no como un conjunto de individuos, sino como poblaciones, es pues una taxonomía populacionista y dinámica, características éstas opuestas a las de la taxonomía clásica, tachada con frecuencia de estática y tipológica. DE CONINCK (1962) subraya que una especie es el resultado de un proceso dinámico, y lo que nosotros llamamos especie es algo así como una fotografía instantánea del proceso de diversificación continua, de continua especiación.

4. METODOS TAXONÓMICOS

Entre los métodos taxonómicos modernos se encuentran los fisiológicos y bioquímicos que, como señalan HANSEN & BUECHER (1970), no sólo tienden a corroborar los descubrimientos de los taxónomos, sino que también hacen posible la identificación de diferencias y semejanzas menos obvias pero no menos importantes. También los métodos citogenéticos han proporcionado valiosa información sobre la taxonomía de diversos grupos, así TRIANTAPHYLLOU (1983) observa una correlación entre la evolución citogenética y la especialización al parasitismo en tres órdenes de nematodos: Trichurida, Ascarida y Tylenchida.

Los análisis cladísticos o filogenéticos, también llamados henniguianos debido a su creador HENNIG (1950), basan la filogenia en sinapomorfías, esto es en la presencia común en varios taxones del estado derivado de un carácter. A este respecto hay que tener en cuenta el realismo de la reflexión de ARNOLD (1981) de que no puede haber ninguna aprobación ni refutación de una reconstrucción filogenética, y, aun cuando la evidencia circunstancial a favor o en contra de una relación particular sea muy fuerte, nunca puede ser concluyente. A favor del análisis cladístico se pronuncia COOMANS (1983) señalando que, aunque éste no es fácil y requiere gran cantidad de investigación cuidadosa, hace a la sistemática menos autoritaria y más democrática, menos artística y más científica.

Destacan finalmente los métodos numéricos, que han dado origen a la taxonomía fenética o numérica de SNEATH & SOKAL (1973). Según ROHLF & SOKAL (1981) los términos cladístico y fenético deberían idealmente restringirse a relaciones taxonómicas y a las clasificaciones basadas en estas relaciones, no a métodos específicos. La taxonomía numérica basa la clasificación enteramente en la semejanza entre grupos de organismos, teniendo en cuenta todos los caracteres disponibles, a los que en principio se les da el mismo valor, aunque este extremo ya ha sido comentado anteriormente. Según MOSS & WEBSTER (1970) el acercamiento fenético no es nada nuevo, los taxónomos han estado procesando su material fenéticamente durante siglos, al agrupar intuitivamente los individuos que comparten una mayoría de carac-

terísticas en común. Existe un debate, ya tradicional, entre los seguidores de la taxonomía numérica y los de la taxonomía filogenética que estos autores resumen así: en contraste con los métodos cladísticos que intentan clasificar en base a una presunta ancestralidad común, independientemente de la semejanza o diferencia fenética, y en contraste también con las aproximaciones filéticas («evolutivas») que combinan una mezcla vagamente definida de fenética y cladística, la fenética es un tipo de aproximación relativamente recta, de aquí y ahora, encaminada a determinar las semejanzas actuales, al margen de cómo hayan podido surgir.

Hay una afirmación de SNEATH (1976), que si bien se presta a otras interpretaciones, nosotros queremos ver como una llamada a la colaboración y a la unificación, es ésta: «en la actualidad está ampliamente admitido que el grueso del trabajo taxonómico es básicamente fenético, y que las deducciones filogenéticas deben realizarse a partir de la evidencia fenética». Más conciliador resulta MAGGENTI (1970) cuando expone que «algún significado debe concederse al hecho de que las ideas fundamentales de los taxónomos filogenéticos tradicionales hayan sido a menudo confirmadas por escuelas opuestas»; y más adelante: «en ciencia, es axiomático que la realidad de cualquier determinación debe apoyarse en una evaluación múltiple utilizando diferentes técnicas»; en nuestra opinión esto es especialmente válido y factible en el caso de los nematodos.

5. NEMATODOS

Dentro de los Metazoos, el *phylum* Nematoda se considera el más numeroso en cuanto a individuos y el tercero en número de especies, aún cuando a este respecto ANDRASSY (1976) indica que no hay ningún otro grupo de animales en el que se espere descubrir un número de especies tan grande como en los nematodos; efectivamente, en la actualidad hay más de quince mil especies descritas y se estima que existen unas quinientas mil.

Pero lo más admirable es su enorme plasticidad que les ha llevado a estar presentes en todos los ambientes; desde los desiertos más áridos, a las aguas termales y polares; son ubicuos, como parásitos de peces cruzan mares y ríos, como parásitos de aves sobrevuelan continentes y altas cadenas montañosas, y además son transportados por cualquier animal, desde invertebrados a mamíferos, incluido el hombre, e incluso por el viento (POINAR, 1983). Como señala ANDRASSY (1976) habitan en cualquier biotopo posible y, no simplemente de modo accidental, sino explotándolo íntegramente.

La variación de tamaño es también extraordinaria, desde 82 μm de longitud que mide la especie marina *Greeffiella minutum*, hasta los más de 8 metros que alcanza *Placentonema gigantissima*, parásito de la placenta del cachalote.

La mayoría de los nematodos son libres, marinos los más primitivos, o viven en el suelo o en agua dulce; pero un gran número parasita plantas y animales, de forma que cualquier especie, incluida la humana tiene su nematodo parásito.

La división en libres y parásitos no es suficiente para indicar su modo de vida, ya que dentro de ambos tipos los nematodos se reparten todas las posibilidades existentes, cubriendo todas las facetas desde libres hasta parásitos altamente especializados.

Naturalmente los primeros conocidos fueron los parásitos de animales domésticos y del hombre, siendo la referencia más antigua que se conoce la del manuscrito

egipcio conocido como «Papyrus Ebers» que data del año 1550 a.C., en el que se deduce de algunos pasajes el conocimiento del parásito intestinal *Ascaris lumbricoides* y del parásito tisular *Dracunculus medinensis*; más tarde, hacia el año 400 a.C., Hipócrates cita unos gusanos cilíndricos, que probablemente eran *Enterobius vermicularis*, y Aristóteles hacia el año 380 a.C. en su «Historia Animalium» hace referencia a gusanos intestinales de tres tipos: aplanados, cilíndricos y ascaridios.

El registro fósil es escaso, si bien se han encontrado algunas especies datadas de hace 20 y 40 millones de años; todas ellas se han preservado en ámbar y la más espectacular, de acuerdo con POINAR (1977), es la encontrada en un fragmento de ámbar procedente de Chiapas (México), de hace unos 26 millones de años y que contiene huevos, larvas y adultos del fitoparásito afelencóidido *Oligaphelenchoides atrebora*, que es el único fitoparásito fósil encontrado.

Este escaso registro fósil significa, según ANDRASSY (1976), que su filogenia no puede ser estudiada mediante métodos directos; así pues su evolución y filogenia sólo pueden reconstruirse a partir de las estructuras de las formas vivas recientes, de las relaciones de dentro y fuera del grupo y quizás de su ontogenia; no hay datos fiables en lo que se refiere a la fase de su filogenia, es decir si en la actualidad es progresiva o regresiva. MAGGENTI (1970) denuncia que decir que sin fósiles no se puede extraer ningún conocimiento de la filogenia o la evolución es sucumbir a la apatía; no se puede ignorar que todos los sistemas morfológicos, biológicos y químicos que se manifiestan en las formas modernas se desarrollaron mediante una secuencia evolutiva. Es cierto que con un registro fósil completo las tasas de evolución y las presiones de desarrollo podrían evaluarse con exactitud; sin embargo, en ausencia de un registro fósil, pueden establecerse relaciones evolutivas y tendencias de desarrollo mediante el empleo de análisis directos o deductivos de los diferentes sistemas, ya que los taxónomos no deben ignorar dichos sistemas ni sus análisis.

En este sentido, y en base a una morfología comparada, la tesis más aceptada y plausible sobre el origen de los nematodos es la de que surgieron a partir de los Gastrotricos durante el Precámbrico o el Cámbrico. Las afinidades morfológicas entre ambos grupos son notorias, sobre todo en lo que a los sistemas digestivo y reproductor se refiere; a este respecto GADEA (1975) señala que el esófago de los nematodos es idéntico a la llamada faringe succionadora de los gastrotricos, y PARAMONOV (1968) incluso afirma que la estructura general de ambos grupos es prácticamente idéntica.

El actual *phylum* Nematoda se encuentra dividido en dos clases, que según MAGGENTI (1983) representan dos líneas evolutivas principales, son las clases Secernentea y Adenophorea, claramente delimitadas en base a la presencia/ausencia y mayor o menor desarrollo de estructuras sensoriales, y del sistema excretor y glandular, de las que destaca la presencia en Secernentea y la ausencia en Adenophorea de los fasmidios, estructuras localizadas en la región anal y cuya función no bien conocida podría ser glandular, sensorial e incluso osmorreguladora. Este carácter taxonómico, considerado como holapomórfico por LORENZEN (1983), mantiene su relevancia a lo largo de la clasificación de los Secernentea, llegando hasta el nivel de especie. En ambas clases hay representantes de todos los modos de vida enunciados anteriormente; para PARAMONOV (1968) este hecho pone de manifiesto el significativo papel de las características ecológicas en los análisis taxonómicos. Ahora bien, el número de especies parásitas es mucho mayor en la clase Secernentea. Una teoría plausible sobre la razón de esta diferencia podría ser la expresada por POINAR (1983), quien señala que al ser los Secernentea esencialmente terrestres, su invasión de la tierra fue acompañada de un grave riesgo, el de la desecación. De ahí que desarrolla-

ran formas de resistencia, como los quistes de la familia Heteroderidae, o estados juveniles «dauer» en la 3^a fase de los Rhabdítidos, que representaron un medio de supervivencia. Pero también pudo haber una presión selectiva sobre estas formas que las empujó a localizar hábitats más seguros, tales como los tejidos de plantas y animales.

Son puestas estas tres peculiaridades que hemos indicado: el gran número de individuos, las numerosas especies descritas y por descubrir, y la enorme adaptabilidad y diversidad de este grupo, lo que hace que sea a nuestro juicio uno de los mejores sujetos y objetos de la taxonomía. Un grupo tan versátil obviamente requiere primero de todo de la taxonomía para, una vez clasificadas e identificadas sus especies, poder acometer su estudio desde los diferentes puntos de vista de las distintas disciplinas en que está implicado. Al propio tiempo, un grupo con las características mencionadas puede servir de ayuda en lo que a estudio taxonómico se refiere, al ser susceptible de aplicar los diferentes métodos taxonómicos que se utilizan en la actualidad y en la mayoría de los casos con éxito, como pasamos a reseñar.

Métodos morfológicos

Las especies de nematodos se siguen definiendo actualmente en base a sus características morfológicas. Ahora bien, el empleo del microscopio electrónico de barrido (scanning) y de transmisión está revelando estructuras externas e internas, algunas de ellas básicas para la identificación de especies, que de otro modo eran imposibles de observar. Como ejemplo podemos citar la separación de cuatro especies del género *Panagrolaimus*, según la morfología de la región labial, estudiada al scanning por WILLIAMS (1987); la observación de las diferencias existentes entre dos géneros de teratocefálicos, puestas de manifiesto en el trabajo de BOSTRÖM (1989); o el estudio comparativo del estilete de la hembra de diferentes especies de *Meloidogyne* de JEPSON (1983). En cuanto al microscopio electrónico de transmisión, es de destacar el estudio realizado por BONGERS (1983) sobre la cápsula cefálica, estructura característica de hembras y larvas de las especies incluidas dentro del complejo *Leptosomatium bacillatum*.

Métodos bioquímicos

Cabe resaltar los trabajos de EVANS (1971) y de DICKSON *et al.* (1971), que ponen de manifiesto que la electroforesis de enzimas específicas resulta de utilidad para la clasificación taxonómica de los nematodos. Igualmente DALMASSO & BERGÉ (1978 y 1983) indican que el empleo de esterazas no específicas y el estudio del polimorfismo enzimático representan herramientas útiles para la caracterización específica y el esclarecimiento de la taxonomía de algunos grupos de nematodos. En esta línea, FARGETTE (1987) utiliza esterazas para el estudio taxonómico del género *Meloidogyne*, e indica que la determinación mediante electroforesis es fácil, precisa y más objetiva que cualquier otro criterio empleado hasta el momento.

Métodos fisiológicos

Se emplean fundamentalmente para la identificación infraespecífica, ya que casi todas las observaciones sobre diferenciación fisiológica se refieren al comportamiento patogénico. En la mayoría de los casos se trata de variaciones en el abanico de hospedadores, es decir en la capacidad de atacar a diferentes especies y variedades, y multiplicarse en ellas. Las causas de esta variación pueden deberse a características biológicas, ecológicas o morfológicas entre diferentes patotipos, entendiendo por patotipo aquella población cuyos miembros pueden reproducirse en un hospedador que presenta resistencia genética a otras poblaciones parásitas de la misma especie (DROPKIN, 1988). Estos métodos se emplean para identificar patotipos de especies de diversos géneros de nematodos fitoparásitos, y para determinar al mismo tiempo la susceptibilidad o resistencia de la variedad de la especie vegetal empleada.

Análisis citogenéticos

Facilitan la identificación de especies y patotipos, como ha demostrado HACKNEY (1974) al identificar especies de *Meloidogyne* en base al número de cromosomas. Sin embargo, BIRD (1971) indica que algunos géneros considerados muy próximos taxonómicamente, están tanto citogenética como morfológicamente muy separados, y TRIANTAPHYLLOU (1971) subraya que la variación en el número de cromosomas en los nematodos fitoparásitos es desde $2n=2$ en *Diploscapter coronata* hasta $2n=54$ en *Meloidogyne arenaria*, y que las desviaciones con respecto al número básico son comunes en la mayoría de los géneros. No obstante, este último autor en 1983 afirma que el número de cromosomas es un importante rasgo del cariotipo del nematodo y que es útil para interpretar las relaciones existentes entre las especies de un género, o los géneros de una familia.

Análisis cladísticos

Para FERRIS (1983) estos análisis no deben excluir *a priori* ningún tipo de dato, ya que cuando los datos morfológicos, genéticos, etc., se analizan apropiadamente se puede obtener congruencia en los árboles filogenéticos. Así, COOMANS (1985) realiza una nueva clasificación de la familia Longidoridae, basándose para ello en el cladograma obtenido mediante las relaciones filogenéticas de los diferentes géneros, establecidas en función de caracteres morfológicos exclusivamente, y destaca que la biogeografía apoya esa nueva clasificación.

Métodos numéricos

Se han aplicado en ocasiones al estudio taxonómico de géneros aislados de nematodos. Entre ellos destacan el de BIRD (1967) sobre el género *Trichodorus*, el de LIMA (1968) sobre el complejo *Xiphinema americanum*, el de BLACKITH & BLACKITH (1976) sobre el género *Tylenchus*, y el de ZANCADA & LIMA (1986) sobre *Rotylenchus* y *Orientalylus*. La idea de que los análisis numéricos ponen de manifiesto algo más de lo que el taxónomo observa, encuentran un apoyo en este último trabajo,

en el que se separan con claridad algunas especies cuyos autores distinguen de las demás basándose fundamentalmente en caracteres de los machos, que sin embargo, no fueron incluidos en los análisis numéricos realizados.

A través de estos trabajos ha quedado demostrado que los métodos de la taxonomía numérica representan una valiosa herramienta para comparar poblaciones de especies próximas.

6. CONCLUSIONES

Como corolario a esta breve reseña de los diversos métodos empleados en la taxonomía de los nematodos es preciso añadir que todos ellos van siempre precedidos de un proceso de identificación basado en caracteres morfológicos, así pues los métodos morfológicos pueden considerarse los básicos, suponiendo todos los demás una contribución a apoyar, o en su caso refutar, los postulados establecidos por la denominada alfataxonomía. Como indica MAGGENTI (1970), la taxonomía puede y debe requerir el empleo de propiedades y sistemas complementarios aparte de los morfológicos.

HEYNS (1983) resume que la Naturaleza hace las especies y el taxónomo sólo puede reconocerlas, descubrirlas y posteriormente estudiarlas, describirlas y denominarlas, nosotros consideramos que es en esa labor de reconocimiento, estudio y descripción, donde el taxónomo especializado en Nematología debe recurrir a todos los medios a su alcance para poder extraer conclusiones y utilizar la enorme cantidad de información que la gran diversidad de los nematodos le proporciona, y que sin duda es aplicable en muchos otros campos de la Ciencia, tanto básica como aplicada.

Recibido el 4 de diciembre de 1990

Aceptado el 30 de mayo de 1991

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, M. W. & SHER, S. A.
1967. Taxonomic problems concerning the phytoparasitic nematodes. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **5**: 247-264.
- ALVARADO, R.
1982. La Sistemática: Biología de ayer, de hoy y de mañana. Discurso Apertura Curso Académico 1982-1983. *Universidad Complutense de Madrid*, 52 pág.
- ALVARADO, R. & DÍAZ COSÍN, D. J.
1975. Taxonomía y Nomenclatura. *Departamento de Zoología. Cátedra de Invertebrados. Trabajo n.º 6. Universidad Complutense de Madrid*, 76 pág.
- ANDRASSY, Y.
1976. *Evolution as a basis for the systematization of Nematodes*. London, Pitman Publishing Ltd., 288 pág.
- ARNOLD, E. N.
1981. Estimating phylogenies at low taxonomic levels. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.*, **19**: 1-35.
- BIRD, A. F.
1971. *The structure of Nematodes*. Academic Press, New York & London, 318 pág.
- BIRD, G. W.
1967. Numerical analysis of the genus *Trichodorus*. *Phytopathol.*, **57**: 804.

- BLACKITH, R. M. & BLACKITH, R. E.
1976. A multivariate study of *Tylenchus* Bastian, 1865 (Nematoda, Tylenchidae) and some related genera. *Nematol.* **22**: 235-259.
- BONGERS, T.
1983. Revision of the genus *Leptosomatium* Bastian, 1865. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **96**: 807-855.
- BOSTRÖM, S.
1989. The taxonomic position of some teratocephalid nematodes - a scanning electron microscope study. *Rev. Nématol.*, **12**: 181-190.
- CONINCK, L. DE
1962. Problems of Systematics and Taxonomy to-day. *Nematol.*, **7**: 1-7.
- COOMANS, A.
1983. General principles for the phylogenetic Systematics of Nematodes. In: A. R. STONE, H. M. PLATT, & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, **22**: 1-10.
1985. A phylogenetic approach to the classification of the Longidoridae (Nematoda: Dorylaimida). *Agric. Ecosystems Environ.*, **12**: 335-354.
- DALMASSO, A. & BERGÉ, J. B.
1978. Molecular polymorphism and phylogenetic relationship in some *Meloidogyne* spp.: application to the taxonomy of *Meloidogyne*. *J. Nematol.*, **10**: 323-332.
1983. Enzyme polymorphism and the concept of parthenogenetic species, exemplified by *Meloidogyne*. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, **22**: 187-196.
- DICKSON, D. W., HUISINGH, D. & SASSER, J. N.
1971. Dehydrogenases, acid and alkaline phosphatases and esterases for chemo-taxonomy of selected *Meloidogyne*, *Ditylenchus*, *Heterodera* and *Aphelenchus* spp. *J. Nematol.*, **3**: 1-16.
- DROPKIN, V. H.
1988. The concept of race in phytonematology. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **26**: 145-161.
- EVANS, A. A. F.
1971. Taxonomic value of gel electrophoresis of proteins from mycophagous and plant parasitic nematodes. *Int. J. Biochem.*, **2**: 72-79.
- FARGETTE, M.
1987. Use of the esterase phenotype in the taxonomy of the genus *Meloidogyne*. 2. Esterase phenotypes observed in West African populations and their characterization. *Rev. Nématol.*, **10**: 45-56.
- FERRIS, V. R.
1983. Phylogeny, historical biogeography and the species concept in soil nematodes. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, **22**: 143-161.
- GADEA, E.
1975. Relaciones filogenéticas de los Nematodos. *Primer Centenario R. Soc. Esp. Hist. Nat. Trab. Cient. Biol.*, **2**: 181-190.
- HACKNEY, R. W.
1974. The use of chromosome number to identify *Meloidogyne* spp. on grapes. *J. Nematol.*, **6**: 141-142.
- HANSEN, E. L. & BUECHER, E. J.
1970. Biochemical approach to systematic studies with axenic nematodes. *J. Nematol.*, **2**: 1-6.
- HENNIG, W.
1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HEYNS, J.
1983. Problems of species delimitation in the genus *Xiphinema*, with special reference to monosexual species. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, **22**: 163-174.
- JEFFREY, C.
1976. *Nomenclatura biológica*. Herman Blume ediciones, 353 pág.
- JEPSON, S. B.
1983. Identification of *Meloidogyne* species; a comparison of stylets of females. *Nematol.* **29**: 132-143.
- KLUGE, A. G. & FARRIS, J. S.
1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.*, **18**: 1-32.
- LIMA, M. B.
1968. A numerical approach to the *Xiphinema americanum* complex. *C. R. 8th Int. Symp. Nematol. Antibes, 1965*, Brill, Leiden, pág. 30.

- LORENZEN, S.
1983. Phylogenetic systematics: problems achievements and its application to the Nematoda. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, 22: 11-23.
- MAGGENTI, A. R.
1970. System analysis and nematode phylogeny. *J. Nematol.*, 2: 7-15.
1983. Nematode higher classification as influenced by species and family concepts. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, 22: 25-40.
- MAYR, E.
1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York, 428 pág.
- MOSS, W. W. & WEBSTER, W. A.
1970. Phenetics and numerical taxonomy applied to systematic nematology. *J. Nematol.*, 2: 16-25.
- PARAMONOV, A. A.
1968. *Plant-parasitic nematodes. I. Origin of Nematodes. Ecological and morphological characteristics of plant nematodes. Principles of Taxonomy*. K. SKRJABIN ed. Israel, 390 pág.
- POINAR, G. O., Jr.
1977. Fossil nematodes from Mexican amber. *Nematologica*, 23: 232-238.
1983. *The natural history of Nematodes*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey, 323 pág.
- ROHLF, J. F. & SOKAL, R. R.
1981. Comparing numerical taxonomic studies. *Syst. Zool.*, 30: 459-490.
- SIDDIQI, M. R.
1986. *Tylenchida. Parasites of plants and insects*. Commonwealth Agricultural Bureaux, London, 645 pág.
- SIMPSON, G. G.
1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York & London, 247 pág.
- SNEATH, P. H. A.
1976. Phenetic taxonomy at the species level and above. *Taxon*, 25: 437-450.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R.
1973. *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco, 573 pág.
- SOKAL, R. R.
1966. Numerical taxonomy. *Sci. Am.*, 215: 106-116.
1974. Classification: Purposes, principles, progress, prospects. *Sci.* 185: 1.115-1.123.
- TRIANANTAPHYLLOU, A. C.
1971. Genetics and cytology. In: B. M. ZUCKERMAN, W. F. MAI & R. A. RHODE, eds. *Plant parasitic nematodes*. Academic Press, New York & London, 2: 1-34.
1983. Cytogenetic aspects of nematode evolution. In: A. R. STONE, H. M. PLATT & L. F. KHALIL eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London & New York, 22: 55-71.
- VALLOTON, R.
1987. Reflections on the present and the future of Nematology. *Revue Nématol.*, 10: 251-255.
- WILLIAMS, M. S. R.
1987. The use of scanning electron microscopy in the taxonomy of *Panagrolaimus* (Nematoda: Panagrolaimidae). *Nematol.*, 32: 89-97.
- ZANCADA, M^a C. & LIMA, M. B.
1986. Numerical taxonomy of the genera *Rotylenchus* Filipjev, 1936 and *Orientylus* Jairajpuri et Siddiqi, 1977 (Nematoda: Tylenchida). *Nematol.* 31: 44-61.
- ZANCADA, M^a C., MAHAJAN, R. & SANCHEZ, A.
1988. Evaluation of characters used to identify species of the genus *Rotylenchus* Filipjev, 1936 (Nematoda: Hoplolaimidae). *Nematol.*, 33: 286-297.