

La proliferación de los conceptos de especie en la biología evolucionista*

(*The Proliferation of Species Concepts in Evolutionary Biology*)

Roberto TORRETTI

Manuscrito recibido: 21.6.2010

Versión final: 10.8.2010

BIBLID [0495-4548 (2010) 25: 69; pp. 325-377]

RESUMEN: La biología evolucionista no ha logrado definir un concepto de *especie* que satisfaga a todos sus colaboradores. El presente panorama crítico de las principales propuestas y sus respectivas dificultades apunta, por un lado, a ilustrar los procesos de formación de conceptos en las ciencias empíricas y, por otro, a socavar la visión parateológica del conocimiento y la verdad que inspiró inicialmente a la ciencia moderna y prevalece aún entre muchas personas educadas. El artículo se divide en dos partes. La primera atiende al concepto *biológico* (o *genético*) de especie adoptado por Theodosius Dobzhansky y Ernst Mayr alrededor de 1940, así como a las alternativas introducidas para superar sus limitaciones. La segunda parte estudia la tradición “cladista” fundada por Willi Hennig (1950) y sus ramificaciones. Varios conceptos de especie que no era fácil integrar en estos dos grupos se omitieron en aras de la coherencia y la brevedad de la exposición.

Palabras-clave: concepto biológico de especie; concepto cohesivo de especie; concepto de especie como linaje de metapoblaciones; concepto de especie en cuanto cúmulo genético; concepto ecológico de especie; concepto evolutivo de especie; concepto fenético de especie; concepto filogenético de especie (Cracraft); concepto filogenético de especie (Hennig); concepto filogenético de especie (Mishler); concepto recognitionivo de especie; concepto tipológico de especie.

ABSTRACT: Evolutionary biology has not succeeded in defining a concept of *species* that will satisfy all researchers. This critical survey of the main proposals and their respective difficulties tends, on the one hand, to throw light on the processes of concept formation in the empirical sciences, and, on the other, to undermine the paratheological vision of knowledge and truth that initially inspired modern science and still prevails among many educated persons. The article is divided into two parts. The first part concerns the *biological* (or *genetical*) concept of species which was adopted by Theodosius Dobzhansky and Ernst Mayr *ca.* 1940 and some alternatives which were subsequently introduced to overcome its limitations. The second part deals with several branches of the *cladist* tradition founded by Willi Hennig (1950). Various concepts of species that could not be easily integrated in either group were omitted for the sake of coherence and brevity.

Keywords: Biological species concept; Cohesion species concept; ecological species concept; evolutionary species concept; general metapopulation lineage concept of species; genetic cluster species concept; phenetic species concept; phylogenetic species concept (Cracraft); phylogenetic species concept (Hennig); phylogenetic species concept (Mishler); recognition species concept; typological species concept.

* Agradezco a Carla Cordua y Juan Manuel Garrido sus propuestas para mejorar la redacción de este trabajo. Agradezco muchísimo también a los editores de *Theoria* y a dos revisores anónimos sus valiosas sugerencias sobre el fondo y la forma, que me han conducido a subsanar omisiones y organizar la presentación de un modo más claro y abarcable. Las restantes notas siguen al final del artículo.



Not one definition has as yet satisfied all naturalists; yet every naturalist knows vaguely what he means when he speaks of a species.

[*Ninguna definición ha satisfecho aún a todos los naturalistas; pero cada naturalista sabe vagamente lo que quiere decir cuando habla de una especie.*]

DARWIN (1859: 59)¹

Habitados a la protección legal de especies animales y vegetales en peligro de extinción, solemos dar por entendido que los legisladores o en todo caso sus asesores científicos saben lo que es una especie y disponen de criterios generales bien definidos para distinguir una especie de otra y, sobre todo, para contar cuántas docenas desaparecen en cada decenio y cuántas nuevas surgen cada cien mil años. Sorprende por eso averiguar que no es así y que desde la publicación de *El origen de las especies* de Darwin en 1859, o al menos desde la refundación y consolidación de su doctrina hacia 1940, no hay un consenso entre los biólogos sobre la extensión y comprensión del concepto designado por la palabra “especie”. Mayden (1997) distinguió y caracterizó veintidós conceptos de especie utilizados en la biología contemporánea, y entre tanto se les han sumado dos o tres, sin que probablemente se haya extinguido ninguno. Esta exuberancia intelectual, expresada en una literatura prácticamente inabarcable, no permite examinar aquí más que unas pocas facetas del tema, que he escogido con vistas a iluminar los propósitos que alientan y las condiciones que facilitan u obstaculizan la formación de un concepto científico como este.

Ofrezco, pues, un panorama bastante menos completo que los de Mayden (1997) y Wilkins (2009) y no me he esforzado tanto como Wilkins o Hull (1999) en clasificar sistemáticamente las alternativas. En cambio, en la medida en que el espacio me lo permite, presto más atención a las razones que indujeron a los distintos autores a promover uno u otro concepto.

En la parte I examinaré un grupo selecto de conceptos de especie, ligados directa o indirectamente a la síntesis del darwinismo y el mendelismo que, hacia 1940, sentó las bases de la biología evolucionista contemporánea. Partiendo del llamado concepto biológico de especie (CBE), con arreglo al cual las especies biológicas son “grupos de poblaciones naturales que procrean entre ellas y están reproductivamente aisladas de otros grupos similares” (Mayr 2000: 17), presentaré sucesivamente varios más, mostrando en cada caso cómo superarían las limitaciones que, según sus proponentes, viciaban a los anteriores. Cierra la exposición el concepto evolucionista (CEE) de George Gaylord Simpson, que Mayden (1997) exaltó como el único propiamente primario entre los veintidós conceptos de especie analizados por él. Este concepto, diseñado para hacer justicia a la dimensión temporal de la existencia de las especies, sin embargo, a la hora de deslindarlas en el tiempo, enfrenta dificultades que solo se pueden vencer recurriendo “intensamente” (*heavily* —Simpson 1961, p. 165) al juicio personal del clasificador.

Luego, en la parte II, abordaré la tradición “cladista” que Willi Hennig fundó con miras a establecer una sistemática evolucionista que cubra la dimensión temporal sin depender —o dependiendo lo menos posible— de apreciaciones subjetivas.²

I

1. *Un poco de historia.*

Hagamos un poco de historia. Las palabras “especie” y “género” traducen a las voces griegas εἶδος y γένος, que ya Aristóteles utilizó para designar clases³ hereditarias de organismos. Pero solo en la edad moderna surgió la taxonomía científica que caracteriza las clases ínfimas por su género próximo y diferencia específica, ordenándolas en una jerarquía que comprende familias, órdenes, etc., hasta culminar en los grandes “reinos de la naturaleza”. Carl von Linné (1707-1778) pasa por ser su fundador, pero tuvo antecesores importantes, como John Ray (1627-1705), Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) y, un siglo antes que ellos, Andrea Cesalpino (1519-1603). Significativamente, Linné no definió el concepto de *especie*, sino que dio una caracterización histórica de su extensión: “Hay tantas *especies* como formas diversas produjo el Ser Infinito desde el comienzo; las cuales luego, conforme a las leyes ínsitas de la generación, producen muchas formas pero siempre iguales a sí mismas, de modo que ahora no hay más especies para nosotros que las que hubo desde el comienzo” (Linné 1742, *Ratio operis*, p. II).

Cuando Linné publicó este aserto ya se había iniciado —digamos, con Steno (1669)— la exploración del registro fósil que llevaría a concluir que las clases de plantas y animales que Linné llama “especies” no son permanentes, y que muchas que vivieron otrora se han extinguido (Cuvier 1796) o transmutado (Lamarck 1802), mientras que han ido surgiendo otras nuevas. Hasta mediados del siglo XIX, los científicos más respetados —sobre todo en los países de habla inglesa, pero también en Francia y Alemania— respaldaron a Cuvier contra Lamarck, a pesar de que la información creciente sobre la historia y la biodiversidad de la Tierra los forzaba a postular incontables episodios sucesivos de creación⁴. Para Cuvier y sus seguidores, el concepto de especie es a la vez genealógico y morfológico: exceptuando como es obvio a la pareja inicial, podemos decir que dos organismos pertenecen a una misma especie si y solo si uno desciende del otro o ambos tienen un ascendiente común; pero además, aunque haya entre ellos diferencias notorias, la variación está siempre confinada dentro de los límites de un tipo, que se suponía perfectamente adaptado a las condiciones de existencia de la especie. “La colección de todos los organismos nacidos unos de otros o de progenitores comunes, y de todos aquellos que se les asemejan tanto como ellos se asemejan entre sí se llama una especie” (Cuvier 1798, p. 11; cf. 1812, 1:74; 1817, 1:19). Entonces, obviamente, la relación binaria $X Y$ son organismos conespecíficos (es decir, de la misma especie) es reflexiva, simétrica y transitiva, y determina, por tanto, una partición del conjunto de todos los organismos habidos y por haber⁵. Bajo esta perspectiva, una especie es un objeto ideal, una clase de organismos lógicamente delimitada por una re-

lación de equivalencia entre sus miembros; pero también es una realidad concreta, un *grupo individual* causalmente interconectado por episodios de procreación.

Darwin desechó los supuestos de esta manera de pensar. Para él no hay más que una diferencia de grado entre las variaciones intraespecíficas, que forman “razas” o “subespecies”, y aquellas que separan una especie de otra. La variación de los caracteres hereditarios de los organismos es paulatina pero irrestricta. Las subespecies son especies incipientes. La adaptación de los organismos a sus respectivos modos de vida es el resultado de un proceso contingente de ensayo y error y nunca es perfecta. Y su transformación gradual, de generación en generación, durante cientos de millones de años, asegura que los grupos mutuamente excluyentes de animales y plantas unidos por relaciones de parentesco sean poquísimos, tal vez no más de uno (1859, p. 484, 488, 490). Con ello, el concepto de especie de Cuvier, auspiciado en tiempos de Darwin por Lyell, Owen y Agassiz, pierde toda utilidad como instrumento de clasificación. Si todos los organismos somos parientes “consanguíneos” (incluso las plantas), no es posible dividirnos exhaustivamente en una multitud de especies fundadas en la filiación.

Si Darwin hubiese sido un revolucionario iconoclasta, habría quizás relegado el concepto de especie —como Lavoisier el *flogisto*—⁶ al desván de la historia. Toca a los devotos de la historia contrafáctica imaginar qué habría sucedido con su doctrina evolucionista si él hubiera actuado de este modo, digamos, titulando su libro *Sobre el origen de la biodiversidad mediante la selección natural*. En la vida real, el darwinismo corrió una suerte brillante, sobre todo desde 1940⁷, pero ha cargado con el lastre de un concepto —o de la sombra de un concepto— que en su forma recibida es incompatible con él y que en siglo y medio no se ha logrado repensar de un modo que satisfaga a todos sus usuarios y se preste para todos sus usos⁸. Darwin mismo no se hizo cargo de la dificultad que creaba, limitándose a celebrar el alivio que reportaría a los taxónomos al liberarlos de “la duda de si esta o aquella forma es esencialmente una especie. [...] Solo tendrán que decidir si una forma cualquiera es lo suficientemente constante y distinta de otras como para admitir una definición; y, si es definible, acaso las diferencias son suficientemente importantes para merecer una denominación específica” (1859, p. 484). Frente a lo que percibió como rampante nominalismo, Agassiz protestó con vehemencia: “Si las especies no existen en absoluto, como sostienen los defensores de la teoría de la transmutación, ¿cómo pueden variar? Y si solo existen individuos, ¿cómo pueden las diferencias que cabe observar entre ellos probar la variabilidad de las especies?” (1860, p. 143). Darwin resintió esta objeción, quejándose a Asa Gray: “Me sorprende que Agassiz no lograra escribir algo mejor. Qué absurda esa argucia suya: ‘Si las especies no existen, ¿cómo pueden variar?’ Como si alguien dudase de su existencia temporal” (carta del 11.08.1860, en F. Darwin 1887, t. 2, p. 333).

2. Las especies orgánicas son “individuos”, esto es, entes históricos.

Con esta última observación Darwin desecha una de las dos caras que nos presentó la noción clásica de especie, pero retiene y exalta la otra. Para un evolucionista, una *especie biológica* no puede ser una clase, caracterizada por una idea supratemporal, y que se va llenando o vaciando con las vicisitudes de la historia; es ella misma un ente histórico

que surge y se extingue, nace y muere como los organismos que la integran⁹. Entiendo que esto es lo que quiso decir Michael Ghiselin cuando sostuvo que las especies biológicas son *individuos* (1966, 1974)¹⁰. Este aserto, que inicialmente él tuvo por obvio (Ghiselin 1997: 14), ha sido resistido con vehemencia, en parte debido al hábito, común entre naturalistas, de llamar “individuos” a los organismos¹¹, pero sobre todo, diría yo, debido a la angustia visceral que provoca, incluso entre filósofos, una postura intelectual que entraña juzgar ilusoria la idea misma de naturaleza humana (1997, p. 197). Por otra parte, esta postura subyace a la biología evolucionista¹² y por eso creo oportuno comenzar la exploración de los conceptos de especie entre los que esta se mueve, explicando la tesis de Ghiselin.

En la biología, “especie” designa, por una parte, una *categoría taxonómica*, subordinada a género, familia, orden, etc.; y, por otra, cada uno de los taxones pertenecientes a esa categoría, tales como *Homo sapiens*, *Gorilla gorilla*, *Araucaria angustifolia*, *Betula pendula*, etc.¹³. La categoría especie es ciertamente una clase, a la que pertenecen dichos taxones; y por eso importa esclarecer el concepto de la misma. En cambio, los taxones referidos son objetos existentes sobre el planeta Tierra durante distintos períodos de su historia¹⁴. Ghiselin dice que se percató de ello al advertir que se los nombra mediante nombres propios, asignados mediante definiciones ostensivas. Es claro, en todo caso, que ninguna especie biológica se deja caracterizar, como se caracteriza una clase, estipulando las condiciones necesarias y suficientes para pertenecer a ella. La especie *Anolis carolinensis* —o cualquier otra— es, por tanto, lo que Aristóteles llamó “un esto” (τόδε τι) y Ghiselin llama “un individuo”. En cuanto ente histórico, una especie es capaz de hacer cosas, de protagonizar procesos, como invadir el nicho ocupado por otra, dividirse en dos partes segregadas por una barrera geográfica, “especiar”¹⁵. Es difícil imaginar que una clase, definida por condiciones de pertenencia, se involucre en tales lances.¹⁶

Ghiselin tardó poco tiempo en obtener el respaldo de importantes biólogos (Mayr 1976, 1987; Wiley 1978, 1981; Willmann 1985; Eldredge 1985; Vrba y Gould 1986; Crowe 1987; Cracraft 1987; Ridley 1989; Templeton 1989) y algunos filósofos (Hull 1976, 1978, 1987, 1988; Rosenberg 1985, pp. 201-212; 1987)¹⁷. Sin embargo, la afirmación de que una especie biológica es un individuo —como un astro, o un río, o un caracol— suscitó vigorosa resistencia entre representantes de ambas disciplinas.

Desde luego, la idea de que las especies no son clases, definibles por sus caracteres, es necesariamente anatema para la taxonomía fenética; sin embargo, al requerir que la taxonomía se apoye solamente en la recolección empírica de datos y prescindiera de inferencias basadas en premisas teóricas, esta escuela cae fuera de la biología evolucionista y, por ende, de nuestro horizonte, aunque sus adherentes profesen alguna forma de darwinismo en cuanto cesan de clasificar.¹⁸

También la rechazaron algunos seguidores de Hennig a que me referiré luego; así como Kitts y Kitts (1979), quienes intentaron revivir la concepción de las especies como clases apelando a la noción —difundida y luego desechada por Hilary Putnam (1970, 1975, 1980)— de que una clase natural puede ser “bautizada” con un nombre propio, sin recurrir a connotaciones que la caractericen¹⁹. Entre los filósofos, Philip Kitcher (1984b, 1987) creyó cortar el nudo gordiano afirmando que las especies bio-

lógicas no son individuos ni clases, sino conjuntos (*sets*). Este concepto matemático había generado tantos dolores de cabeza en su disciplina de origen que invocarlo para resolver los problemas de otra venía a ser una típica *explicatio per obscurius*. Pero Kitcher lo blandió con la seguridad que le daba su propia elucidación del mismo; conforme a esta, un conjunto no es “cualquier reunión en un todo de determinados elementos bien distinguidos de nuestra intuición o de nuestro pensamiento” (Cantor 1932, p. 282), sino cualquier *operación de recolectar y reunir* atribuible a un *sujeto ideal* (Kitcher 1984a, p. 134; cf. pp. 126-148)²⁰. Ernst Mayr protestó contra la inanidad biológica que entraña “verter todos los fenómenos variables de la naturaleza dentro de un receptáculo único, sumamente heterogéneo, el conjunto” (1988, p. 339). Ghiselin (1997, pp. 53-54) demostró que un conjunto, no obstante su versatilidad, es justamente algo a lo que no cabe equiparar una especie biológica, pues, en la acepción matemática del término, la identidad de cada conjunto está determinada estrictamente por sus elementos; por tanto, bajo el enfoque de Kitcher, cada nacimiento y cada muerte precipitaría la formación de una nueva especie. (En una acepción no técnica, claro, hablamos de un “conjunto instrumental”, como el Cuarteto Emerson, el cual es un ente singular — tal como las especies según Ghiselin— que seguiría existiendo si el violoncelista se retira y es reemplazado por otro).

Se ha alegado asimismo que la tesis de Ghiselin va contra la gramática, ya que esta no permite usar como predicados nombres propios, que designan individuos, sino solo nombres comunes, que designan clases (como en el enunciado “La Pinta era una carabela”); pero normalmente decimos “Bucéfalo era un caballo”. Quienes ven aquí una objeción valedera olvidan que también diríamos “El último rey de Francia fue un Orléans”, “Churchill era un *tory*”²¹. Por lo demás, Coleman y Wiley (2001) defienden la tesis de Ghiselin, apelando justamente al uso efectivo de la nomenclatura sistemática en la botánica y la zoología y la imposibilidad de reemplazar los binomios —como *Panthera leo*— con conjunciones de predicados; se trata, pues, de nombres propios.²²

3. El concepto “biológico” de especie (Dobzhansky, Mayr)

Al conceptualizar las especies como entes históricos, la biología evolucionista queda capacitada para reconocer y explicar su existencia real. A primera vista, esta parecería desmentir la unidad del árbol de la vida. En efecto, aunque toda la diversidad de los organismos sea el resultado de la transformación paulatina, generación tras generación, de un antepasado común, la variación observable entre los que hoy existen no es continua. Los seres vivos se agrupan en cúmulos de organismos similares entre sí y disímiles de los agrupados en otros cúmulos. Dentro de cada grupo las variaciones gravitan en torno a valores medios peculiares de ese grupo distintivo, de suerte que las estadísticas de la biodiversidad en ningún caso se distribuyen en una sola curva normal que abarque a todos los organismos. “La formación de grupos discretos está tan cerca de ser universal que debe considerarse como una característica fundamental de la diversidad orgánica” (Dobzhansky 1937, p. 5). Este fenómeno, sin duda, motiva y justifica la clasificación verbal que cada lengua impone a los animales y plantas familiares a sus hablantes, y muy probablemente inspiró también la noción filosófica de especie. Pero también subyace a la seguridad con que los animales, especialmente las hembras, eli-

gen su pareja dentro de la especie en que los clasifican los biólogos, y a la precisión con que ciertos insectos discriminan las plantas donde ponen sus huevos²³. Junto con destacar el fenómeno descrito, Dobzhansky impulsó la adopción de un concepto científico de especie que se ciña a él, pero que además lo explique. Para ello propuso lo que luego se ha llamado — en la versión perfeccionada, defendida y difundida por Ernst Mayr— el *concepto biológico de especie* (CBE).²⁴

En un texto tardío, Mayr expresa su CBE de este modo: “Defino las especies biológicas como grupos de poblaciones naturales que procrean entre ellas y están reproductivamente aisladas de otros grupos similares. Alternativamente, se puede decir que una especie biológica es una colección (*assemblage*) reproductivamente cohesiva de poblaciones” (2000, p. 17). A la luz de la concepción mendeliana vigente de la transmisión de los caracteres heredables, esta definición implica que una especie dispone de un acervo genético propio que circula entre sus miembros y cambia internamente por mutación, mas no por la entrada (“introgresión”) de genes tomados del acervo —el *gene pool*— de otras especies. Parece ser que la especie humana dispone de tal acervo cerrado, que no recibe genes de ninguna otra, y lo mismo vale seguramente para muchas. Pero también abundan los casos en que el flujo de genes está casi, pero no completamente, interrumpido entre dos especies simpátricas (esto es, que conviven un territorio)²⁵. Por eso, en su gran tratado reciente sobre la formación de especies, Jerry Coyne y H. Allen Orr adoptan una versión morigerada del CBE: las distintas especies se caracterizan por *un aislamiento reproductivo considerable, pero no necesariamente completo* (2004, p. 30).²⁶

Para el estudio del tema, lo que importa no es tanto preocuparse del estatus de especie, como “reconocer que el *proceso* de especiación conlleva adquirir barreras reproductivas y que este proceso produce estados intermedios en que el estatus de especie es más o menos irresoluble” (*ibid.*). Hay una enorme variedad de barreras reproductivas —otrotra llamadas “mecanismos aislantes”— que pueden coartar el flujo de genes entre poblaciones simpátricas²⁷. *Grosso modo*, cabe distinguir barreras *pre-nupciales* (vgr., las hembras de una población no responden al canto de los machos de otra, o aquellas entran en celo en otra estación del año que estos) y *post-nupciales*; y entre estas, las *pre-zigóticas* (vgr., el macho de un grupo copula con la hembra del otro, pero ninguno de sus espermatozoides logra fecundar un óvulo de ella) y las *post-zigóticas* (los híbridos procreados por organismos provenientes de ambas poblaciones son inviábiles o estériles, o no hallan pareja porque su aspecto los hace poco atractivos para los miembros de cada población). La existencia de tales barreras explica, como quería Dobzhansky, la repartición de los organismos en grupos discretos, dentro de cada cual las variaciones fenotípicas se distribuyen estadísticamente alrededor de un punto modal distinto. Esto es inevitable si hay acervos genéticos (casi) impermeables, exclusivos de cada grupo, de uno solo de los cuales proviene, como de una urna virtual, el genoma peculiar de cada organismo.

Dobzhansky y Mayr estaban convencidos de que la impermeabilización de los acervos genéticos de las especies mediante mecanismos aislantes sirve a la supervivencia y prosperidad de cada una y que, por tanto, la selección natural favorece el desarrollo progresivo de tales mecanismos. “Cada especie es un sistema genético delicada-

mente integrado que ha sido seleccionado en el curso de muchas generaciones para calzar con un determinado nicho en su ambiente. La hibridización conduciría a un desarreglo de este sistema y redundaría en la producción de tipos inarmónicos. Los mecanismos aislantes tienen la función de prevenir tal desajuste y proteger la integridad del sistema genético de las especies. Se selecciona contra cualquier atributo de una especie que favorezca la producción de híbridos, porque redundaría en un despilfarro de gametos. Esta selección mantiene la eficiencia de los mecanismos aislantes y puede ciertamente contribuir a su perfección. Los mecanismos aislantes se cuentan entre las propiedades biológicas más importantes de las especies” (Mayr 1963, p. 109; cf. Dobzhansky 1940, p. 316; Mayr 2000, p. 24).

4. *Sistemas específicos de reconocimiento de pareja (Paterson).*

Al atribuir el origen de las especies precisamente a la formación de barreras reproductivas el CBE plantea el tema de Darwin como un problema bien circunscrito, aunque arduo. Sin duda por eso, goza de gran favor entre los biólogos. Sin embargo, presenta dificultades que inspiran resistencia y han dado lugar a la formulación de diversos conceptos alternativos. Antes de abordar discrepancias más radicales, me referiré al *concepto cognitivo de especie* (CRE)²⁸ propuesto por el zoólogo sudafricano Hugh Paterson. En un enunciado maduro, Paterson lo define así: “Una especie es la población más inclusiva de organismos individuales con dos progenitores, que comparten un sistema de fertilización común” (1985, p. 25). Pero su calificación original como concepto de especie *basado en el reconocimiento* responde a la versión inicial, que fundaba la realidad de la especie —la impermeabilidad de su acervo genético— en la operación de un sistema específico de reconocimiento de pareja (SERP)²⁹. Como cabía esperar, esta versión fue objetada por los botánicos, a pesar de que Paterson aclaró que el término “reconocimiento” debe entenderse aquí en el sentido que le damos al decir que un antígeno es reconocido por el anticuerpo específico respectivo (1982b, p. 274).³⁰

Aunque parecería que el CRE, más que un concepto alternativo, es solo un refinamiento, posiblemente superfluo o improcedente, del CBE, Paterson sostuvo que entre ambos hay diferencias decisivas. Para él, como para Dobzhansky y Mayr, una especie es —en la frase feliz de Hampton Carson (1957)— “una cancha para la recombinación de genes”. Pero discrepa de ellos en cuanto a los factores que la deslindan y la función biológica que cumple. Paterson niega enfáticamente que la selección natural pueda favorecer el surgimiento gradual de barreras que inhiban los cruces entre poblaciones simpátricas, reduciendo así las oportunidades reproductivas de sus miembros. Como ya observó Darwin, a propósito de un tipo bien conocido de barrera postzigótica: “la esterilidad de los híbridos no podría reportarles ninguna ventaja y, por tanto, no podría adquirirse por la preservación continuada de grados de esterilidad sucesivamente provechosos” (1859, p. 245). Por otra parte, en el caso de poblaciones alopatricas de una misma especie —esto es, aquellas que habitan en territorios separados—, los mecanismos aislantes no juegan ningún rol selectivo. Como las barreras geográficas se encargan de impedir todo cruce entre ellas, el desarrollo de barreras reproductivas no puede tener efectos que favorezcan su transmisión hereditaria y de este modo promuevan la división de la especie por selección natural.

Dobzhansky (1940, pp. 316ss) especuló con la hipótesis de que, cuando una barrera geográfica se interpone entre dos poblaciones de una especie, la evolución divergente de cada una promoverá la formación de acervos genéticos adaptados a las respectivas condiciones de vida y desajustados entre sí; en tal caso, si una parte de cada población vuelve a compartir un territorio con una parte de la otra, los híbridos que procreen serán menos aptos que la progenie de parejas de la misma raza, lo que favorecería el surgimiento de barreras prenupciales (las hembras que elijan una pareja de su raza tendrían una ventaja selectiva sobre las que aceptan un macho de la otra). Siguiendo a Blair (1955, p. 479), este modo de consumir la especiación en simpatria y por selección natural se llama *refuerzo* (*reinforcement*). Aunque Koopman (1950) sostuvo que sus experimentos con moscas de las especies *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis* confirmaban la propuesta de Dobzhansky, Moore (1957) la cuestionó seriamente. Durante las tres décadas siguientes, la hipótesis del refuerzo fue criticada con mayor o menor convicción por varios autores³¹ y Paterson (1982a) emprendió contra ella un ataque frontal. Según él, mientras no se compruebe la existencia de casos en que una especie se ha separado de otra en circunstancias en que sus respectivos miembros convivían, no hay razón para admitir otra forma de especiación que la alopátrida. Al quedar aislada geográficamente del resto de su especie, una población tiende a desarrollar un sistema de fertilización o SERP propio, a tono con las demandas de sus nuevas condiciones de vida. El SERP de la población segregada discrepará del de la especie original. La discrepancia impediría fatalmente la procreación entre miembros de ambos grupos si volvieran a ser vecinos. De este modo, la formación de barreras prenupciales es una consecuencia ineludible pero incidental de la operación de sistemas de fertilización distintivos, en la cual reposa la identidad de cada especie.³²

Como es obvio, para que dos poblaciones sean de especies diferentes, la existencia de barreras prenupciales entre ellas *es suficiente*, tanto bajo el CBE como bajo el CRE. Pero bajo el CRE su existencia además *es necesaria*. Por tanto, la extensión del CRE es un subconjunto de la extensión del CBE. Dos poblaciones A y B, cuyos híbridos sean completamente inviables o estériles, son dos especies distintas conforme al CBE; sin embargo, si A y B tienen el mismo SERP, sus miembros son conespecíficos conforme al CRE. ¿Qué justificaría la adopción del concepto más restrictivo? En el caso descrito cada una de las dos poblaciones sería de hecho una cancha de recombinación genética bien deslindada de la otra y no habría flujo de genes entre ellas. Según Paterson, esta cuestión es ociosa, ya que la situación descrita es irreal: dos poblaciones que comparten un SERP común no pueden coexistir duraderamente si están reproductivamente aisladas solo por la esterilidad; “en tal caso, con esterilidad interpoblacional total (si el coeficiente de selección $s = 1$) la población más escasa desaparecerá rápidamente; pero si la desventaja heterocigótica es menos completa (esto es, si $0 < s < 1$), la selección natural actuará para eliminar el alelo o la reconfiguración cromosómica que causa la desventaja de los híbridos” (Paterson 1985, p. 27). Aunque simpatizaba con Paterson en lo relativo a la hipótesis del refuerzo, Roger Butlin objetó que no es apropiado definir una especie en términos de su incierto potencial futuro como hace Paterson, y que este desconoce la posibilidad de coexistencia estable de dos poblaciones parapátridas (esto es, que habitan territorios contiguos), a pesar de que ello es un resultado

frecuente de la divergencia alopátrida (como mostraron Barton y Hewitt, 1985). “La característica más importante de las especies en un contexto evolutivo es que no intercambian genes y, por tanto, pueden mantenerse distintas o divergir aunque sus distribuciones se traslapen (o colinden). *Las especies deben definirse por la ausencia de flujo de genes, cualesquiera que sean los caracteres responsables de impedirlo*” (Butlin 1987b, p. 462; cursiva mía).

Sin disputar la sensatez de este planteamiento, me parece, con todo, que el CRE sería un concepto de especie más idóneo que el CBE si, como sostuvo Paterson, la hipótesis del refuerzo es una ficción infundada, la especiación simpátrida no ocurre jamás y la extensión de ambos conceptos coincide *de hecho*. En tal caso el CRE reflejaría más ajustadamente que el CBE el origen de las especies. Además, su adopción inhibiría la creencia en que la instauración de mecanismos aislantes entre poblaciones afines protege la integridad del sistema genético respectivo, reportándoles así una ventaja en la lucha por la vida. Paterson no disimula su aversión a la idea que ve asomar en la prosa de Dobzhansky y Mayr, según la cual la especiación sería un proceso teleológico y la discontinuidad entre las especies un valor biológico *per se*. Comprendía que, si eso fuera verdad, las medidas legislativas adoptadas en su patria para impedir la procreación entre personas de distintas razas podrían entenderse y defenderse como un aporte del Estado a la selección natural. (Cf. Masters, Lambert y Paterson 1984, pp. 113s; Paterson 1985, pp. 23s).

Pero en los últimos veinte años, a raíz de un influyente estudio de Coyne y Orr (1989), ha cambiado muchísimo la apreciación general de la hipótesis del refuerzo. Remito en particular a los trabajos de Hostert (1997), Noor (1999), Marshall et al. (2002), Servedio y Noor (2003), Hoskin et al. (2005) y Smadja y Butlin (2006). Además, han aparecido estudios persuasivos sobre casos reales de especiación simpátrida de peces cíclidos en lagos volcánicos en Camerún y en Nicaragua (Schlieven et al. 2001, Barluenga et al. 2006)³³ y de salamandras en aguas subterráneas en Tennessee (Niemiller et al. 2008; Miller et al. 2008). Bajo estas circunstancias, si uno entiende la especie biológica como cancha o campo de recombinación de genes, es razonable adoptar el CBE y descartar como innecesarias las restricciones inherentes al CRE, aunque estas fuesen aplicables a la gran mayoría de los episodios de especiación³⁴. De todos modos, el CRE conserva un interés filosófico en cuanto ilustra la fuerza iluminadora y a la vez la fragilidad de un concepto científico con el que se busca captar su objeto tan ceñidamente como lo permitan los fenómenos.

5. *¿Cabe restringir el concepto de especie exclusivamente a organismos sexuales?*

Mientras que Paterson con su CRE restringe el CBE, ajustando la definición genética de especie de modo que capte precisamente lo que él estima que es su extensión real, los autores a que me referiré enseguida toman distancia del CBE y del CRE debido a que los consideran indebidamente estrechos. Examinaré sucesivamente las dos limitaciones que se les reprochan y los conceptos alternativos propuestos para subsanarlas.

La limitación más obvia y chocante habrá sorprendido e inquietado a cualquier lector que no tuviera ya cierta familiaridad con nuestro tema: el CBE y el CRE solo son aplicables a organismos que se reproducen sexualmente, y por tanto no pueden em-

plearse en la clasificación de los animales y plantas que nacen de un solo progenitor, ni en la de los procariotas, cuyas células, exentas de núcleo, no tienen cromosomas susceptibles de repartirse entre dos gametos por meiosis y reunirse por cariogamia en un núcleo nuevo³⁵. Dobzhansky y Mayr aceptaron esta consecuencia con toda naturalidad. A fin de cuentas, cabe alegrar que el concepto mismo de especie se formó para captar un fenómeno observado justamente entre los organismos sexuados, muchísimo antes de que la invención del microscopio nos permitiera enterarnos siquiera de que existen los procariotas³⁶. Bacteriólogos y virólogos extienden espontáneamente a los objetos de su especialidad el sistema de clasificación inventado por Linné para los organismos pluricelulares, pero no hay ninguna razón a priori que lo justifique (cf. las atinadas reflexiones de Pirie 1952). Es legítimo y necesario clasificar de algún modo a los organismos asexuados, pero no tienen por qué formar especies en el mismo sentido en que las constituimos los metazoos. Se ha recomendado por eso designar la categoría pertinente con otro término (vgr. *agamospecies*—Turesson 1929, p. 333), o al menos no perder de vista que “especie” se estaría usando como homónimo (Coyne y Orr 2004, p. 454).

Por otra parte, la realidad de las especies fue vindicada, como vimos, por el propio Dobzhansky apelando a la discontinuidad entre los cúmulos fenotípicamente afines en que se agrupan los organismos, la cual ciertamente no está confinada a los que se reproducen sexualmente. Para afrontar dicha discontinuidad y dar cuenta de ella dondequiera se produce conviene disponer de una categoría uniforme de especie, sin perjuicio de distinguir en su seno varias modalidades, si hace falta. Conforme a la visión vulgar de la formación de conceptos por recolección de datos empíricos, seguida de comparación, reflexión y abstracción a partir de ellos, se debería ajustar sencillamente el concepto de especie al fenómeno señalado, agrupando los organismos según como sus caracteres observables se reparten en cúmulos discernibles. Pero ni es fácil acordar una manera “objetiva” de tabular esos caracteres, ni es claro qué peso hay que conferir a cada uno de ellos en las estadísticas grupales (siendo así que las variaciones en cada carácter distinguido no se distribuyen paralela y uniformemente entre los organismos individuales). Esta doble dificultad ha sido la némesis de la taxonomía fenética³⁷. La ambigüedad y borrosidad de los caracteres se resuelve si prestamos atención a los genomas, cuya estructura química ahora es posible detectar y describir inequívocamente. Aunque no hay dos individuos que compartan el mismo genoma (salvo que se trate de mellizos idénticos), cabe presumir que los diversos genomas se distribuyan en grupos discretos, como los fenotipos. Esta parece ser la idea subyacente al *concepto de especie en cuanto cúmulo genético* (CECG)³⁸ propuesto por Mallet (1995; cf. 2005, 2008). Lo explica así:

Cuando observamos un grupo de individuos dentro de un área, intuitivamente reconocemos especies mediante la morfología si no hay —o hay pocos— casos intermedios entre dos cúmulos morfológicos, y porque los caracteres independientes que distinguen a estos cúmulos están correlacionados entre sí. Añadiendo genética a esta definición, vemos dos especies más bien que una si hay dos cúmulos genotípicos identificables. Tales cúmulos se reconocen por un déficit de casos intermedios, tanto en loci singulares (déficit de heterocigotos) como en loci múltiples (fuertes correlaciones o desequilibrios entre loci divergentes entre cúmulos). Como la variación mendeliana es discreta, esperamos hallar diferencias cuantificables entre individuos. Para poner de mani-

fiesto los cúmulos genotípicos, utilizamos los patrones de las diferencias genéticas discretas, más que su misma discreción. (Mallet 1995, p. 296)

Igual que los feneticistas, Mallet se precia de que su concepto de especie no depende de supuestos teóricos, aunque la neutralidad en este respecto es más bien funesta para la fecundidad heurística de un concepto científico (cf. Coyne y Orr 2004, p. 450)³⁹. Pero el CECG suscita objeciones más graves que esta. Desde luego, al prescindir de consideraciones teóricas, no será fácil determinar fundadamente el grado mínimo de diferencia genómica que justifica la clasificación de un par de organismos en dos especies distintas. Pero además, contra lo que parece sugerir el citado pasaje de Mallet, es improbable que la diversidad genotípica se distribuya parejamente a través de todo el genoma. Si A y B son dos especies según el CECG, es enteramente concebible que el genoma de un organismo X esté próximo a la media de A en un aspecto g y difiera en ese aspecto más que esta de la media de B , mientras que en otro aspecto h se acerque a la media de B y difiera más que esta de la media de A . (Obsérvese que, bajo estas condiciones, X malamente podría considerarse un caso intermedio entre A y B). Sin un criterio ulterior para evaluar la importancia respectiva de las distintas diferencias entre los genomas, tales situaciones solo pueden resolverse mediante una decisión arbitraria. Peor aún: si bien el CECG claramente no está restringido a los organismos sexuados, su aplicación consecuente conduciría a considerar cada clon asexual como una especie diferente (Coyne y Orr 2004, p. 451).

El *concepto cohesivo de especie* (CCE)⁴⁰ propuesto por Alan Templeton apunta a dar una cobertura tan amplia como el CECG, pero fundándose en mecanismos explicativos, tal como el CBE. Las barreras reproductivas en que este reposa y los sistemas de fertilización común a que apela el CRE permitirían entender la distribución en especies de los organismos sexuados. Para extender el concepto de especie a los organismos que no se reproducen sexualmente sería entonces necesario y suficiente determinar qué factores explican que estos también se dejen agrupar en cúmulos discretos de individuos similares entre sí y disímiles de los agrupados en otros cúmulos. En suma, la definición científica de la categoría taxonómica *especie* ha de apelar a los factores responsables de la cohesión exhibida por los grupos de organismos que llamamos de esta manera. Para Templeton (1989, p. 12), una *especie* es “la población más inclusiva de individuos que tienen el potencial para la cohesión fenotípica mediante mecanismos cohesivos intrínsecos”.

Para deslindar una especie, lo fundamental según Templeton es “identificar los mecanismos de cohesión que contribuyen a mantener un grupo como linaje evolutivo. [...] El flujo de genes no es la única fuerza microevolutiva que define los límites de un linaje evolutivo. De hecho, la deriva genética⁴¹ y la selección natural desempeñan un rol mucho más poderoso y universal, porque estas dos clases de fuerzas microevolutivas son aplicables a todos los organismos, y no solo a los organismos sexuados exógamos. [...] El flujo de genes requiere intercambiabilidad genética, esto es, la aptitud para intercambiar genes durante la reproducción sexual. Para que la deriva genética y la selección natural operen se requiere [...] intercambiabilidad demográfica” (1989, p. 13-14). Por eso, Templeton distingue dos grupos de mecanismos de cohesión:

- (i) *Mecanismos de intercambio genético*, que definen los límites de la difusión de nuevas variantes genéticas por el flujo de genes, ya sea promoviendo la identidad genética mediante dicho flujo (sistemas de fertilización que posibilitan el intercambio de gametos conducente a la fecundación y sistemas de desarrollo en virtud de los cuales los productos de la fertilización son capaces de convertirse en adultos viables y fértiles), ya sea preservándola mediante barreras que impiden el flujo de genes desde otros grupos.
- (ii) *Mecanismos de intercambio demográfico*, que definen el nicho fundamental⁴² y los límites de la difusión de nuevas variantes genéticas por deriva genética y selección natural.⁴³

La reflexión sobre el CBE y el CRE nos ha familiarizado ya con la significación del grupo (I). Dentro del grupo (II), Templeton distingue factores (A) de *reemplazabilidad* (la deriva genética promueve la identidad genética en la descendencia de un antepasado común) y (B) de *desplazabilidad*. Estos últimos conciernen (1) a la fijación selectiva (la selección natural promueve la identidad genética favoreciendo la fijación de una variante genética); y (2) a las transiciones adaptativas (la selección natural favorece adaptaciones que directamente alteran la intercambiabilidad demográfica; la transición está constreñida por factores relevantes de orden genético, ecológico, embriológico, histórico y demográfico).

Templeton (1998) muestra cómo es posible aplicar el CCE en la práctica (hacerlo operativo). En un iluminador ensayo sobre la especiación en las bacterias, Cohan (2001) respalda el CCE en cuanto concepto general al que se subordina su propia elucidación de las especies bacterianas como *ecotipos*. “Un ecotipo —escribe (Cohan 2001, pp. 515, 516)— es un conjunto de cepas que utilizan nichos ecológicos idénticos o muy similares, de modo que un mutante adaptativo perteneciente al ecotipo compite contra todas las otras cepas del mismo ecotipo hasta llevarlas a la extinción; sin embargo, un mutante adaptativo no impele a la extinción a las cepas de otros ecotipos. [...] Los ecotipos bacterianos son, pues, grupos de organismos cuya divergencia es resistida por cierta fuerza de cohesión, de modo que los ecotipos son compatibles (*consistent*) con las especies definidas por el Concepto Cohesivo de Especie (Meglitsch 1954, Templeton 1989)”.⁴⁴

Por su parte, Coyne y Orr (2004, p. 454) reconocen que “el CCE podría utilizarse para demarcar especies o taxones entre organismos de reproducción asexual” y a este propósito remiten a Cohan (2001); pero insisten en que no ven ningún mérito en construir un concepto único de especie aplicable a los grupos sexuales y asexuales y cuestionan que, en el caso de aquellos, el CCE coincida necesariamente con el CBE. “Considérense, por ejemplo, dos especies simpátricas, reproductivamente aisladas, que compiten por recursos. En una de ellas puede surgir una nueva mutación que le permita aventajar decisivamente a la otra y llevarla a la extinción. En tales casos —y en cualquier caso en que un invasor derrota a una especie local— los dos grupos son intercambiables demográfica pero no genéticamente. Son buenas especies según el CBE, pero no está clara cuál sea su condición bajo el CCE” (2004, p. 455).

6. ¿Puede una biología evolucionista desconocer la dimensión temporal de las especies?

Ya es hora de abordar la segunda limitación reprochable al CBE (y al CRE). Suele decirse que el CBE es un concepto no-dimensional, queriendo significar que prescinde de la dimensión temporal de la existencia de las especies⁴⁵. Como de hecho lo simultáneo se desparrama en varias dimensiones, otros lo llaman un concepto horizontal, atendiendo al uso corriente de una línea vertical como eje de las coordenadas temporales en la representación gráfica del espaciotiempo sobre una hoja de papel. Evidentemente, ignorar el tiempo no es una limitación menuda para un concepto central de la biología evolutiva⁴⁶. Consciente de ello, George Gaylord Simpson introdujo su *concepto evolucionista de especie* (CEE)⁴⁷. La definición genética de especie es significativa, porque “se relaciona con los procesos evolutivos que dan origen a los grupos clasificados. Sin embargo, por regla general, los criterios genéticos no se relacionan directamente con el cambio evolutivo excepto por implicación. El criterio estrictamente evolutivo implicado sería, al parecer, el siguiente: *la unidad básica de la evolución es un linaje filético* (esto es, una secuencia genealógica de poblaciones que procrean entre sí) *que se desarrolla independientemente de otros, con sus propias tendencias y su rol evolutivo separado y unitario*” (Simpson 1951, p. 289, cursiva mía). La vaguedad y las discrepancias en el uso de la definición genética se resuelven, en parte al menos, si el criterio de la procreación dentro del grupo (*interbreeding*) se considera no como definición de especie, sino como evidencia de que el concepto evolutivo es aplicable (*ibid.*). “Esta redefinición, o cambio de énfasis, o revelación de la base implícita de gran parte de la taxonomía evolucionista moderna introduce la dimensión del tiempo en el concepto de especie [...]. Designa la especie, inclusive la especie “no-dimensional”, como una unidad que ha estado evolucionando separadamente, y/o que lo hará. Decidir que ciertas poblaciones evolucionarán separadamente entraña predicción” (1951, p. 290). La importancia de las barreras reproductivas —que, por otra parte, “ningún taxónomo moderno considera como un requisito incondicional para la separación entre especies” (*ibid.*)— reside en que la esterilidad de los híbridos confiere certeza a la predicción de roles evolutivos separados.⁴⁸

Diez años más tarde, Simpson (1961, p. 153) reitera y afina su definición así:

Una especie evolutiva es un linaje (esto es, una secuencia genealógica de poblaciones) que evoluciona separadamente, y tiene su propio rol evolutivo unitario y sus tendencias propias.⁴⁹

Al quitar de la explicación de *lineage* (“linaje”) el epíteto *interbreeding* (“que procrean entre sí”) —incluido, según Simpson, “estúpidamente entre paréntesis” (1961, p. 162 n. 11) en la definición de 1951—, el CEE se torna aplicable a los organismos que tienen un solo progenitor, superando así también la primera limitación del CBE y el CRE. Simpson cita con beneplácito a Meglitsch (1954, p. 64): “En el caso de los organismos con uno o con dos progenitores, la especie puede visualizarse como una población natural que efectivamente evoluciona como una unidad, o retiene la capacidad de hacerlo si se remueven barreras artificiales”.

Simpson admite que la definición del concepto de rol evolutivo y su reconocimiento en cada caso constituye una dificultad importante para el CEE. Sin embargo “esto rara vez es un problema serio para un ecólogo o naturalista de campo, quien casi siempre puede ver con claridad que las diversas especies con que se topa tienen roles

discernibles. Los roles pueden definirse por su equivalencia a nichos, si llamamos ‘nicho’ a todo el modo de vida de una población de animales o su relación con el ambiente, y no solo a su situación microgeográfica” (1961, p. 154). Esto casi parece una *elucidatio per obscurius*.⁵⁰

En su “reconsideración” del CEE, E.O. Wiley (1978) reemplazó el término poético —o quizás sociológico— “rol” (*role*) por “destino histórico” (*historical fate*)⁵¹. Wiley y Mayden (2000, p. 73) reformulan el CEE así:

Una especie evolutiva es un ente compuesto de organismos que mantiene a través del tiempo y del espacio su identidad [discernible] de otras entidades tales, y que posee su propio e independiente destino evolutivo y tendencias históricas.

Aclaran que tener un “destino evolutivo propio” quiere decir únicamente que la especie evolutiva es un ente real y no una ficción de nuestra fantasía. “El destino de una especie evolutiva puede enunciarse simplemente: o bien especia (*it speciates*) o bien eventualmente se extingue; y bien puede hacer ambas cosas a la vez” (2000, p. 76). El microbiólogo Frederick Cohan (2001, p. 514) da una explicación más luminosa: “Se piensa que las diferentes especies tienen destinos evolutivos separados en cuanto son libres de divergir sin constreñirse mutuamente”; *a contrario sensu*, dos poblaciones o dos segmentos de una población tienen el mismo destino evolutivo si hay constreñimientos que coartan su divergencia. Pero Wiley y Mayden identifican esta característica más bien con lo que llaman las “tendencias históricas”: “Si los linajes son independientes, deben tener tendencias independientes; esto es, son libres de variar y evolucionar independientemente de sus especies hermanas. La índole divergente de la jerarquía que observamos prueba este fenómeno. Las especies son libres de evolucionar o no, dispersarse o no, etc.” (2000, p. 75).

En un artículo enjundioso, que merece ser estudiado con atención aunque no nos persuada, los feneticistas Sokal y Crovello (1973) criticaron el CBE por no ser un concepto operacional⁵². Según lo que muestran, es prácticamente imposible deslindar especies recurriendo solo a la existencia comprobada de barreras reproductivas y potencial flujo de genes, y sin apelar a criterios puramente morfológicos.⁵³

No hace falta mucha reflexión para darse cuenta de que la misma objeción se puede dirigir contra el CEE, incluso con mayor fuerza. Simpson lo tenía claro. “Es verdad —escribe— que la clasificación evolucionista utiliza, mayormente, conceptos y definiciones que apelan a datos no directamente observables. Este no es un rasgo peculiar de la taxonomía. Lo comparte en mayor o menor grado la mayoría de las ciencias empíricas” (1961, p. 68). Hay que distinguir entre la definición y la evidencia de que la definición está satisfecha. Propone *definir* las categorías taxonómicas (vgr. *especie*) en términos evolutivos y máximamente filogenéticos, pero utilizar evidencia que es casi enteramente no filogenética en cuanto consiste de observaciones independientes.

Aunque hay mucha confusión sobre este distingo, incluso entre algunos taxónomos, en realidad no es muy esotérica ni difícil. El conocido ejemplo de los mellizos monocigóticos (“idénticos”) lo explica [...]. Definimos tales mellizos como dos individuos desarrollados desde un solo cigoto. Nadie ha visto nunca que esto ocurra con humanos, pero reconocemos cuando la definición está satisfecha por la evidencia de semejanzas suficientes para respaldar la inferencia. Los individuos en cuestión no son mellizos porque son similares, sino, por el contrario, son similares porque son

mellizos. Precisamente del mismo modo, los individuos no pertenecen al mismo taxón porque son similares, sino que son similares porque pertenecen al mismo taxón.⁵⁴

Por su parte, Richard Mayden, que solo reconoce al CEE como concepto primario de especie entre los veintidós que distingue y comenta, juzga que tiene esa prerrogativa gracias a su total falta de operacionalidad. “Todos los otros conceptos son operacionales a cierto nivel. Esto es, con todos ellos es posible conducir ciertos experimentos y extraer información pertinente acerca del criterio destacado. Algunos son más operacionales que otros, pero con la operacionalidad creciente necesariamente se sacrifica la aptitud para dar cuenta de la diversidad” (1997, p. 417). “Son conceptos secundarios, que forman una jerarquía de pautas definitorias subordinadas a dicho concepto primario [el CEE]. Los conceptos secundarios se ocupan solo como herramientas operacionales, cuando es apropiado, a través de la variancia en la diversidad natural, para descubrir entidades acordes con el concepto primario” (1997, p. 383).

Simpson ha percibido también dos obstáculos que impiden la aplicación inequívoca del CEE a lo largo del tiempo y los explica con lucidez.

Una especie evolutiva se define como un linaje separado [...] con rol unitario. Si empiezas en cualquier punto de la secuencia y retrocedes en el tiempo no hay ningún sitio donde la definición deje de aplicarse. Nunca abandonas un linaje ininterrumpido, separado, unitario, y por tanto, nunca dejas la especie con la que empezaste a menos que se pueda introducir otro criterio de definición [...]. Si el registro fósil estuviera completo podrías empezar con el hombre y retroceder hasta un protista que todavía estaría dentro de la especie *Homo sapiens*. Tal clasificación es manifiestamente inútil y además es de algún modo incorrecta en principio. Ciertamente el linaje tiene que picarse en segmentos para los propósitos de la clasificación y esto tiene que hacerse arbitrariamente [...], porque no hay un modo de subdividir una línea continua que no sea arbitrario. (Simpson 1961, p. 165)

La solución propuesta por él y generalmente aceptada consiste en hacer la diferencia morfológica entre las especies sucesivas por lo menos tan grande como las que existen entre especies contemporáneas del mismo grupo o de grupos muy afines a él. Pero la aplicación de este criterio “depende fuertemente del juicio personal y nos recuerda una vez más que la clasificación es un arte” (*ibid.*). Veremos en la segunda parte que la sistemática filogenética fundada por Willi Hennig (1950, 1966) presta particular atención a este problema. Aunque no pretenden darle una solución unívoca e incontestable, Hennig y sus seguidores han intentado fijar criterios uniformes —y en este sentido “objetivos”— para distinguir las especies de sus predecesoras y sucesoras.

El segundo obstáculo que dificulta la aplicación del CEE a secuencias fósiles tiene que ver con la ramificación.

Si la secuencia revela dos linajes y su tronco común, ese tronco, que no puede pertenecer a las dos especies descendientes, puede colocarse en una de ellas, o en la otra, o en ninguna de las dos. [...] En principio, la mejor solución está disponible cuando los linajes pueden dividirse en tres especies, una ancestral y dos descendientes, que se separan en el punto de ramificación. Sin embargo, si una rama difiere del ancestro mucho menos que la otra, ya sea porque es más corta o especialmente porque es más conservadora (evoluciona menos rápidamente), entonces esa rama bien puede colocarse en la misma especie que el tronco ancestral. (Simpson 1961, p. 168)

Veremos que este problema ocupa un lugar central en el pensamiento de Hennig⁵⁵. A él y sus partidarios más ortodoxos les importará una posibilidad que Simpson no contempla, debido quizás a que la imperfección del registro fósil de hecho exime a los

paleontólogos de enfrentarla. Supongamos que una de las dos ramas descendientes diverge en alopatria, mientras que la otra persiste sin grandes cambios en la patria ancestral, de donde aquella se alejó; ¿diremos que la especie ancestral se ha extinguido, dando origen a dos especies nuevas?

II

1. *El concepto de especie de Willi Hennig*

El concepto clásico de especie biológica —asociado tradicionalmente a Carl Linné, pero arraigado en los escritos de Aristóteles, la Biblia judeocristiana y, según algunos antropólogos, en la mentalidad congénita de nuestra propia especie— combina la morfología y la genealogía: cada especie realiza un tipo ideal invariable en un grupo de organismos, cualesquiera dos de los cuales descienden el uno del otro o ambos de un antepasado común. En el contexto de la teoría de la evolución creada por Darwin, esta combinación conceptual se volvió efectivamente insostenible. La biología evolucionista se ha empeñado, por eso, en construir un nuevo concepto de especie que capte los fenómenos innegables a los que pretendía comprender el concepto clásico y que permita conservar, hasta donde se pueda, los grandes logros de la sistemática zoológica y botánica anterior a Darwin, los cuales, en buena medida, condujeron a su teoría. Este empeño ha generado un número de propuestas alternativas mayor que lo habitual en la búsqueda de nuevos conceptos científicos en situaciones similares⁵⁶. Como anuncié al comienzo, examinaré en esta parte II algunos de los conceptos de especie formados dentro de la tradición “cladista” fundada por Willi Hennig.

Hennig redactó su tratado de filogenética sistemática en un país bombardeado, invadido y dividido, y logró publicarlo en 1950, con cierta dificultad, en Berlín. Su originalidad e importancia fueron reconocidas por los entendidos (*vide* Simpson 1961, p. 71 n.3), pero la obra solo devino una pieza clave en el debate sobre las especies después de la aparición en 1966 de la traducción inglesa de un manuscrito puesto al día por el autor. Con la adhesión de personalidades vigorosas e influyentes, el cladismo no solo entabló fogosas polémicas con los partidarios de otros conceptos de especie, sino que se dividió internamente, articulándose más de un concepto alternativo que reclama representar la tradición. Así, en un libro sumamente instructivo editado por Wheeler y Meier (2000), a los conceptos biológico y evolutivo de especie (CBE y CEE), se enfrentan tres conceptos cladistas cuyos defensores consideran incompatibles entre sí y con los otros dos: el concepto propiamente hennigiano, el concepto filogenético en el sentido de Mishler y Thierrot, y el concepto filogenético en el sentido de Wheeler y Platnick.

De entrada, Hennig abraza plenamente la concepción que también anima a los creadores del CBE: una especie es una comunidad reproductiva formada por organismos capaces de procrear hijos entre ellos. Como señalé en la primera parte, esta idea es uno de los dos pivotes del concepto de especie patrocinado por Buffon y Cuvier, y es compatible con la teoría de Darwin, mientras que el otro, la fijeza del tipo específico, sucumbió ante esta. Hennig (1966, p. 12) menciona como antecedente a John Ray

(1627-1705), pero, buscando bien, podríamos hallar la idea en Aristóteles (*De an.* 415a26-b7; GA, 731b24-732a3). Hennig admite sin reparos que, conforme a esta concepción, la clasificación en especies queda circunscrita a los organismos bisexuados, pero es inaplicable “a los hermafroditas con autofertilización obligada (vgr. los cestodos) y a los organismos con reproducción exclusivamente unisexual o asexual” (1966, p. 44). Por otra parte, en contraste con Mayr, Hennig insiste en que una biología evolucionista no solo exige deslindar a cada especie respecto a las contemporáneas que conviven con ella, sino también demarcar su comienzo y su fin en el tiempo, en cuanto ella es una rama del árbol de la vida, que brotó de otra especie diferente y eventualmente se ramificará o marchitará.

Al comienzo de su *Filogénesis de los insectos* (1969), Hennig explica concisamente su programa:

Como ya lo comprobaron autores antiguos, la unidad elemental de la filogénesis es la especie, al menos en los grupos de animales, como los insectos, donde, salvo por algunas excepciones, la reproducción es bisexuada. Que podamos hablar de filogénesis⁵⁷, y no solo de evolución en general o historia de los tipos, reposa exclusivamente en el hecho de que las especies existen como comunidades reproductivas.

[...]

Sin duda, hay especies ancestrales para todas las especies recientes y fósiles conocidas, debiendo estas considerarse como sus descendientes, ya sea singularmente o en grupos. Presentar este árbol genealógico de las especies, en cuyos puntos de ramificación hay nuevamente otras especies, es la tarea fundamental de la investigación filogenética. El principio de iluminación recíproca⁵⁸ la ata indisolublemente con las tareas adicionales consistentes en describir y explicar las transformaciones de la figura, la conducta, el modo de vida y la distribución geográfica que han ocurrido en las especies en el curso de la historia de la Tierra. (Hennig, 1969, p. 13)

Ya en su obra de 1950, mucho antes que Ghiselin abogara por ello, Hennig insistía en que las especies son entes históricos singulares y no clases. Lo reitera en inglés en 1965: “Las especies, que existen en la naturaleza como fenómenos reales independientes de los hombres que las perciben, son unidades definidas genética, no morfológicamente. Son comunidades de reproducción, no de semejanza” (1965, p. 101). Suele escucharse que, para la biología, los “individuos paradigmáticos” son los organismos, por ser “los que conocemos mejor” (Eldredge y Salthe, 1984, p. 196). Para desactivar este prejuicio, Hennig deconstruye nuestra experiencia de los organismos. *Contra* lo que opina Eldredge (1985, p. 175), no son ellos “las unidades biológicas más fáciles de ver, de escrutar, de conceptualizar como ‘individuos’”. Los seres vivos que el zólogo o el botánico ven y a veces cogen son organismos en una fase pasajera de su desarrollo: un pollo recién nacido, una rana adulta, una larva de percebe, una angula, un alerce de 3000 años de edad, una semilla de eucalipto; y no siempre es obvia la identidad de un organismo a través de todas sus fases. A los entes acotados en el espacio y en el tiempo que el biólogo puede designar efectivamente con el dedo diciendo esto (τὸδε τ), Hennig los llama *semaforontes*⁵⁹, un término que, comprensiblemente, no ha tenido mucha aceptación, aunque no ha surgido otro que lo sustituya. (En particular, los paleontólogos tienen acceso a semaforontes, nunca a organismos; y generalmente solo a fragmentos de semaforontes—Hennig 1966, p. 63). Un organismo es una sucesión de semaforontes *ontogénicamente* relacionados entre sí. Una especie es una comunidad reproductiva de organismos *tocogénicamente*⁶⁰ relacionados entre sí. Las especies, a su vez,

se relacionan *filogénicamente* entre ellas, formando el árbol —o quizás el manglar— de la vida.

Las relaciones ontogénicas determinan un orden lineal en el conjunto de todos los semaforontes de un mismo organismo. Si fuese total la clausura reproductiva de cada especie frente a las otras y no existiera la especiación por hibridismo, las relaciones filogénicas determinarían una estructura matemática de *árbol* —o tal vez de *bosque*— en el conjunto de todas las especies zoológicas y botánicas⁶¹. La estructura matemática que determinan las relaciones tocogénicas en el conjunto de los organismos de una especie difiere de las dos anteriores. Cabe llamarla reticulada, aunque no es lo que los matemáticos llaman un retículo. La relación de descendencia define un orden parcial entre los organismos de una especie, constreñido por la condición de que cada organismo tenga dos progenitores, ni más ni menos; pero cualquiera de estos puede prohiñar más de un descendiente con el otro, o con otro organismo. Otra restricción consiste en que la especie se divide exhaustivamente en dos grupos disjuntos, a los que pertenecen, respectivamente, los dos progenitores de cada organismo. (El hermafroditismo, frecuente entre las plantas, transgrede ambas restricciones). En todo caso, es claro que en el marco de la teoría de la evolución los organismos de una especie no necesariamente satisfacen la condición que cumplían bajo la teoría fijista de Cuvier, a saber, que, exceptuando la pareja original, cualquier par de organismos conespecíficos desciendan uno del otro o ambos de un antepasado común. Por ejemplo, si se trata de una especie fundada en una isla por una bandada de aves inmigrantes, es claro que, después de algún tiempo, todos sus organismos vivos podrían descender de cada una de las aves fundadoras; pero en las primeras generaciones no será así: algunos descenderán de unas y otros de otras.

El distingo señalado entre las estructuras definidas por las relaciones tocogénicas y las filogénicas vale, claro está, para las especies, entendidas como comunidades reproductivas de organismos sexuales. Las relaciones tocogénicas entre organismos asexuados determinan una estructura de árbol, como bien había visto Mayr (1942, p. 152), cuando comparó la ramificación de una especie para formar especies nuevas con la división de un protista —un paramecio— para formar organismos nuevos. Por otra parte, la formación de especies nuevas por cruzamiento entre organismos de especies preexistentes induce reticulación en la filogenia. En cualquier caso, la filogenia se podría representar mediante un grafo, cuyos vértices representan los eventos de especiación y cuyas aristas representan las especies.

Según Hennig, una sistemática filogenética coherente debe postular que:

- (i) Cada evento de especiación entraña la formación de dos especies nuevas (excepcionalmente podrían ser más);
- (ii) Cada evento de especiación entraña la extinción —Willmann (1985, p. 120) dirá la *disolución* (*Auflösung*)— de la especie ancestral de la que ambas proceden.

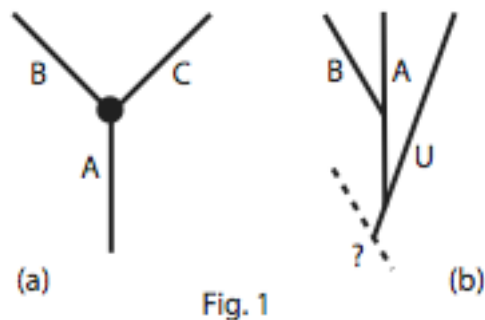
Estos dos asertos contradicen a otros firmemente arraigados en la taxonomía tradicional.

El aserto (i) excluye la llamada *especiación filética* o *especiación por anagénesis*, esto es, un proceso en virtud del cual una especie dada se convierte, con el correr del tiempo, en otra, y otra, y otra, sin dividirse nunca en comunidades sincrónicas reproductivamente

separadas. Este modo de especiación es aceptado implícitamente por los paleontólogos que introducen divisiones taxonómicas en linajes unitarios cuyo registro fósil exhibe diferencias morfológicas comparables a las que observamos entre especies contemporáneas del mismo grupo o de grupos muy afines. Según Simpson, la aplicación de este criterio “depende fuertemente del juicio personal y nos recuerda una vez más que la clasificación es un arte” (1961, p. 165; cf. I, p. 30). Según Mayr, “la delimitación de especies que no pertenecen al mismo nivel temporal [...] es difícil; de hecho, sería completamente imposible si el registro fósil estuviese completo” (1942, p. 153). En otras palabras, si conociéramos en detalle la historia del linaje unitario que se pretende dividir en especies sucesivas, no sabríamos dónde hacer los cortes. No parece sensato atribuir valor científico a una clasificación que se vuelve tanto más arbitraria cuanto mejor se conozcan los objetos a que se aplica. Concluyo, pues, con Wiley (1981, p. 38-41), que la especiación filética no tiene lugar.

También Coyne y Orr lo ven así: distinguen netamente la especiación de la anagénesis o “cambio evolutivo dentro de un linaje” (2004, p. 55). El Prof. Coyne me ha confirmado amablemente que, como él y Orr ven la especiación “como el desarrollo de barreras aislantes entre dos o más grupos contemporáneos”, no piensa “que, en una acepción significativa del término, ocurra especiación dentro de un linaje anagénico singular” (“I don't think speciation in any meaningful sense occurs in a single anagenic lineage, since we see it as the development of isolating barriers between two or more contemporaneous groups”—comunicación privada del 5.5.2010). Con todo, hay tanta diversidad en los procesos biológicos, que bien podría no ser esta la última palabra: por ejemplo, si un taxón apomíctico (cuyos organismos nacen cada uno de un solo progenitor) surge por transformación de uno sexuado en vías de extinguirse, reconoceríamos que no se trata ya de la misma especie, aunque la especie original no ha dado lugar a dos.

Por otra parte, el aserto (ii) ha suscitado una dura resistencia y suele citarse para ridiculizar a Hennig y a sus seguidores. Para entender por qué, propondré un ejemplo. Un grupo de organismos de la especie A queda aislado geográficamente de la mayor parte de ella y evoluciona hasta convertirse en otra especie C. Según Hennig, al surgir C la especie A ha de reputarse extinta y desde ese momento las poblaciones de A que sobreviven en su hábitat original pasan a formar una especie nueva B. Esta transmutación específica sin que cambie absolutamente nada en los organismos transmutados recuerda situaciones jurídicas, donde, por ejemplo, un juez queda inhabilitado para conocer una causa criminal si, a espaldas suyas, el acusado fugitivo contrae matrimonio con su hija; pero resulta muy ajena al pensamiento científico-natural. Variándolo un poco, el ejemplo toma aires de paradoja: si el grupo aislado se extinguiera en vez de dar origen a la nueva especie B, la especie A perduraría incólume en vez de extinguirse. Hennig se daba cuenta de que, para sus colegas, este era un enfoque difícil de aceptar (1966, p. 61), pero sostuvo tozudamente el aserto (ii) por consideraciones lógicas (conceptuales), más bien que biológicas (afincadas en los procesos de la vida).⁶²



Según Hennig, una sistemática basada en la filogenia tiene que clasificar las especies en taxones *monofiléticos*. Este término circula en varias acepciones afines, pero significativamente diversas e importa precisar cuál de ellas adoptó Hennig⁶³. Dice que “un grupo monofilético es un grupo de especies que desciende de una sola especie (“ancestral”) y que incluye todas las especies que descienden de esa especie ancestral” (1966, p. 73)⁶⁴. Pero pocas líneas más arriba, a propósito de uno de sus diagramas, había observado que en él “las fronteras de una ‘especie ancestral’ coinciden con las fronteras del taxón que incluye a todas sus especies sucesoras”, de lo cual —agrega— “se sigue que la propia ‘especie ancestral’ pertenece a este taxón” (1966, p. 71). Conforme a esta directiva, concluyo que la definición de Farris (1974, p. 550) expresa adecuadamente el significado que Hennig le dio al término:

TM: Un grupo G de especies conocidas se dice *monofilético* si y solo si:

(TMA:) El más reciente ancestro común de cada par de especies en G es asignable a G, y

(TMB:) Todo descendiente conocido de un ancestro asignable a G está en G.⁶⁵

Bajo la definición propuesta, el controvertido aserto (ii) puede defenderse como paso a explicar. Volvamos al ejemplo del párrafo anterior. Si al surgir B, A se extingue y da paso a C, cabe definir un taxón supraespecífico monofilético θ que reúna las especies B y C (Fig. 1a). Pero si entendemos que A persiste después que B se ha desprendido de ella, el grupo η formado por A y B, aunque abarca los mismos organismos que comprendía θ , no es monofilético, pues no incluye la especie ancestral compartida por las especies A y B y solo por ellas. Digamos que esa especie ancestral común es U. Si U se extinguió, dividiéndose en A y, digamos, D, el grupo ζ formado por U, A y B no es monofilético, pues no incluye todas las especies descendientes de U. Pero ζ tampoco es monofilético si entendemos que A meramente se desprendió de U sin que esta se extinguiera; en tal caso, ζ no incluye la especie ancestral común a U, A y B (Fig. 1b), y otra vez encaramos el problema que tuvimos con η . “Si —como ocurre sin duda en la filogenética— se necesita una definición precisa de monofilia, la especie ancestral no puede sobrevivir a la especiación y cada especie debe comprender el segmento completo de una rama entre dos episodios de especiación” (Meier y Willmann 2000, p. 35).

Aunque resulte indispensable para una clasificación ordenada, este concepto hennigiano de especie —que divide en dos una población diacrónicamente homogénea solo porque una rama se ha desprendido y diferenciado de ella— no se ciñe al fenó-

meno que, como vimos, la tradición fundada por Dobzhansky buscaba captar con el suyo, a saber, la agrupación de los organismos sexuados en cúmulos de individuos similares entre sí y disímiles de los agrupados en otros cúmulos (p. 330). Según los críticos del aserto (ii), al postular un modo de especiación que no conlleva transformación alguna en la población rebautizada, Hennig trata como fenómeno biológico lo que no pasa de ser un capricho lingüístico. Por su parte, Willmann (1985, pp. 123-124) defiende la postura de Hennig con un argumento poderoso que, en aras de la brevedad, expondré a mi manera.

Diré que dos poblaciones simpátridas A y B son *especies gemelas*⁶⁶ si están reproductivamente aisladas la una de la otra, pero son morfológicamente indiscernibles. Supongamos que A y B descienden, sin intermediarios, de una misma especie ancestral S. Entonces, o bien S es discernible de ambas, o bien no es discernible de ninguna. En el primer caso, también un adversario de Hennig admitiría que S ha cesado de existir como tal (se ha disuelto) al dividirse en A y B. Pero en el segundo caso, el adversario de Hennig tendría que decidir tirando una moneda al aire cuál de las dos poblaciones, A o B, es una especie nueva y cuál es idéntica a S. Este ejemplo ilustra la incompatibilidad entre el pensamiento tipológico tradicional, que separa las poblaciones en especies basándose en las diferencias entre sus caracteres, y el pensamiento taxonómico moderno de Mayr y Hennig, que concibe la especie como una comunidad reproductiva. Desde este último punto de vista, para que A y B formen especies diferentes tuvo que llegar un tiempo t a partir del cual no nace ningún descendiente de un organismo de A que descienda además de un organismo de B; esto es, un tiempo t transcurrido el cual quedan interrumpidas las relaciones tocogénicas que hasta entonces habían unido a ambas poblaciones en una sola especie S. Esta interrupción determina que la población A pertenezca a una especie distinta de la especie a que pertenece la población B. Por otra parte, la interrupción que sobrevino en t no afecta en nada las relaciones tocogénicas entre los organismos de ambas poblaciones nacidos después de esa fecha y sus antepasados pertenecientes a la especie ancestral S. Con respecto a estas relaciones no hay ninguna diferencia entre A y B. Por tanto, cualquier razón invocada para identificar A con S justifica igualmente la identificación de S con B.

Atendamos ahora al caso más usual, en que A y B son discernibles, pero una de las dos es indiscernible de la especie ancestral común S. Supongamos que la población indiscernible de S es A. Para el pensamiento tipológico es obvio que $A = S$, y que solo B es una nueva especie, desprendida de su tronco. Pero si atendemos únicamente a las relaciones tocogénicas entre los organismos de S, A y B, la situación no difiere de la descrita en el párrafo anterior: en el tiempo t se produjo una separación entre A y B, pero la especie ancestral S sigue estando *igualmente* unida a ambas por relaciones tocogénicas establecidas antes de t . Si la unidad de la especie S reposa en las relaciones tocogénicas entre los organismos que la forman, no hay nada que autorice a distinguir entre las dos especies B y S, mientras que A y S son juzgadas idénticas. Por eso, según Willmann, la resistencia a aceptar que la especiación no solo (i) *divide* la especie ancestral, sino que (ii) la *disuelve*, refleja la persistencia del pensamiento tipológico tradicional.

Aunque el argumento expuesto me parece poderoso, no acaba de convencerme. No es posible que las especies gemelas sean tan absolutamente indiscernibles como se ha supuesto. Si entre las poblaciones indiscernibles A y B hay barreras reproductivas duraderas, en algún momento t tienen que haberse fijado, entre sus respectivos miembros, diferencias hereditarias suficientes para sustentar dichos obstáculos a la procreación, aunque no sepamos detectarlas. Si la especie ancestral S difiere de ambas en ese mismo respecto, será atinado decir que S se disolvió y dividió en las nuevas especies A y B. En cambio, si la diferencia genética que debemos suponer que existe entre A y B, no existe también entre A y S, faltaría una justificación biológica para sostener que, desde el tiempo t , A es una especie nueva, diferente de S. (Si, como es probable, la población A divergiera de S más tarde, se trataría de un proceso de anagénesis que no constituye especiación). *La superación del pensamiento tipológico no exime al taxónomo de prestar atención a las diferencias de caracteres.*

2. Construcción de una filogenética sistemática.

La filogenética sistemática propuesta por Hennig se construirá siguiendo la trama conceptual bosquejada hasta aquí, pero la ejecución efectiva del programa exige reconocer las relaciones de descendencia entre las especies. Como estas relaciones no pueden observarse, su diagnóstico tendrá que basarse en la selección, descripción e interpretación de caracteres específicos que sean relevantes para este propósito, esto es, que revelen, a juicio del investigador, cuáles especies (o taxones superiores) descienden de cuáles. Decisivo es aquí el concepto de *homología* introducido por Richard Owen en la anatomía comparada. Según su definición, *homólogo* es “el mismo órgano en distintos animales, bajo cualquier variedad de forma y de función” (Owen 1843, p. 379). De entrada, no se ve fácil decidir cuándo dos órganos diferentes son efectivamente *el mismo*. Günther Wagner (1989, p. 51) es más explícito: “Dos estructuras se dicen homólogas si representan partes correspondientes de dos organismos construidas según el mismo plan corporal”. Un ejemplo clásico ofrecen la mano humano y el ala del murciélago⁶⁷. Cabe preguntarse por qué en distintos animales el desempeño de funciones diferentes queda confiado al mismo órgano. Para Owen (1848) las homologías reflejan el arquetipo de los organismos en el pensamiento de Dios, quien —como enseñó Leibniz— habría procurado obtener una máxima variedad de efectos con un mínimo despliegue de recursos. Darwin (1859, p. 435) concibe el arquetipo como antepasado, lo que genera una explicación más esclarecedora: la homología de los órganos delata la evolución de las especies: la mano humana y el ala del murciélago son variantes del mismo órgano de nuestro antepasado común (en cambio, el ala del águila es homóloga a nuestro brazo entero). Como dijo Lankester (1870, p. 36): “La mayoría de los evolucionistas estaría de acuerdo en que, al aseverar que un órgano A en un animal α es homólogo a un órgano B en un animal β , quieren decir que en algún antepasado común κ los órganos A y B estaban representados por un órgano C, y que α y β han heredado sus órganos A y B de κ ”. Bajo esta perspectiva, el concepto de homología pudo extenderse, más allá de las estructuras macroscópicas que revela la anatomía, a las microscópicas de la biología molecular⁶⁸, así como a los hábitos de vida (Ereshefsky 2007), y aun a las mismas funciones orgánicas (Love 2007).

Para establecer relaciones de descendencia, que son antisimétricas, apelando a la homología, que es una relación simétrica, es preciso polarizarla, esto es, distinguir, cuál es el carácter primitivo y cuál el derivado en cada par de homólogos. Hennig los designa con los neologismos *plesiomorfismo* y *apomorfismo*, respectivamente⁶⁹. Para los cladistas, la clave más importante que delata el parentesco cercano entre dos especies —o, más generalmente, dos taxones de un determinado nivel— son los caracteres derivados que comparten. Hennig los llamó *sinapomorfismos*, distinguiéndolos celosamente de los *simplesiomorfismos*, o caracteres comunes de origen más remoto, que no dicen nada sobre la cercanía del parentesco entre dos taxones que los comparten⁷⁰. Por ejemplo, si llamamos, respectivamente, N, S y P al *Homo neanderthalensis*, el *Homo sapiens* y el *Pan paniscus* (chimpancé), la forma pedal de las extremidades posteriores de N y S es un sinapomorfismo que permite concluir que N y S son parientes más cercanos entre ellos y más lejanos de P; en cambio, la forma de las extremidades anteriores de N y S, con el dedo pulgar opuesto a los otros cuatro, es un simplesiomorfismo que comparan con P y las demás especies de monos, y no permite decidir cuál de estas dista menos del hombre⁷¹. El ejemplo ilustra también la relatividad de estos conceptos: si comparamos las diversas familias de primates, con las de otros órdenes de mamíferos (felinos, por ejemplo, o roedores), la referida forma de las extremidades anteriores es un sinapomorfismo de aquellas, que los separa de estas y evidencia su parentesco. Con otro grecismo de fabricación casera, Hennig llamó *autapomorfismos* a los caracteres derivados que son privativos de un taxón, como el pelo de los mamíferos, o las tres envolturas —corion, alantoides y amnios— que protegen el huevo de los amniotas (reptiles y aves; mamíferos); también sería un autapomorfismo el tamborileo amenazante con que el sapo centroamericano *Agalychnis callidryas* desafía a sus rivales, si es, como se dice, una exclusividad suya. Evidentemente, si no hay especiación por anagénesis, los autapomorfismos carecen de significación filogenética⁷², y solo los presuntos sinapomorfismos pueden servir de base para trazar la genealogía de las especies, salvo en el caso excepcional en que se observe directamente a una especie surgiendo de otra (Farris 1983, p. 7).

3. El concepto filogenético de especie propuesto por Joel Cracraft

Alrededor de 1970, cuando empezaba a flaquear el entusiasmo por la taxonomía fenética numérica, cobró fuerza en Estados Unidos el programa hennigiano de clasificar los organismos “filogenéticamente” en taxones ordenados por inclusión —como en el sistema linneano— pero hermanados cada vez, en el próximo taxón superior, por la posesión de sinapomorfismos o caracteres derivados compartidos. Sus partidarios toparon con mucha resistencia de la generación anterior, aún dominante entonces; pero haciendo causa común, a pesar de sus diferencias, lograron una figuración importante en congresos y revistas, así como en las cátedras, institutos y museos de historia natural⁷³. Como siempre ocurre en la vida intelectual —por no decir en la vida a secas— el florecimiento corrió parejas con la diversificación. Pronto aparecieron nuevos conceptos de especie que reclamaban para sí el epíteto “filogenético” que figura en el título de la obra maestra de Hennig, en abierta oposición al CBE y el CEE, con lo cual, es

claro, se apartaban de Hennig. Para no extenderme demasiado, enfocaré solo a tres autores.

El ornitólogo Joel Cracraft arremetió contra el CBE, desafiando la tremenda autoridad de Mayr en su propia especialidad. “El patrón de disyunción reproductiva entre taxones no necesariamente se correlaciona con la historia de su diferenciación” (1983, p. 160). Por ello, el CBE no permite establecer “una alianza científicamente defendible entre la teoría de la clasificación y el análisis de la evolución” (Cracraft 1983, p. 169)⁷⁴. Cracraft ilustra estos asertos con ejemplos reales, pero en aras de la brevedad propongo uno abstracto. Sean A, B y C tres especies contemporáneas que forman un grupo monofilético con la especie ancestral O. B vive entre A y C y tiene zonas de contacto con ambas. Analizando apomorfismos, concluimos que hubo una especie P, hermana de A, de la cual proceden B y C. El aislamiento reproductivo entre B y C es perfecto; por otro lado, pese a ser parientes más distantes, A y B se cruzan en su zona de contacto y producen híbridos fértiles. Esta situación no es sorprendente puesto que, como agudamente observó Rosen (1979, p. 277), la cruzabilidad e interfertilidad entre un organismo de A y uno de B serían simplesiomorfismos heredados de sus respectivos antepasados pertenecientes a la especie O. Con todo, de existir hibridismo rampante entre A y B, el CBE nos forzaría a tratarlas como una sola especie y “el concepto biológico de especie no será capaz de ofrecer un trazado correcto de la historia de la diferenciación taxonómica” (Cracraft 1989, p. 46). Mayr (1963, p. 34) sostuvo que “el grado de diferencia morfológica desplegado en una población natural es un subproducto de la discontinuidad genética resultante del aislamiento reproductivo”. Pero de hecho “el aislamiento reproductivo es él mismo un subproducto de la diferenciación genética que sigue al aislamiento [geográfico] y no la causa de ninguna diferenciación morfológica concomitante [...]. Por tanto, el aislamiento reproductivo es meramente una parte de los numerosas consecuencias posibles del proceso más general de diferenciación” (Cracraft 1989, p. 34; cf. I, p. 16).

En lugar del CBE, Cracraft (1983, p. 170) propone su *concepto filogenético de especie* (CFE₁): “Una especie es el más pequeño cúmulo diagnosticable de organismos individuales dentro del cual existe una pauta tocogénica de ascendencia y descendencia (*parental pattern of ancestry and descent*)”⁷⁵. Según esto, cada especie estaría caracterizada por una combinación única de caracteres primitivos y derivados que permitiría discernirla entre todas las demás especies⁷⁶. “Como reconocen todos los investigadores, los caracteres diagnósticos deben transmitirse de generación en generación y definir una comunidad reproductiva, y no meramente machos, o hembras, o partes de ciclos de vida, o morfos”. De ahí la exigencia de que cada especie presente “una pauta tocogénica de ascendencia y descendencia”⁷⁷; pero esto no implica, como el CBE, su disyunción reproductiva, sino “solo un reconocimiento de que todas las definiciones de especie han de connotar cohesión reproductiva dentro de un cúmulo definible de organismos individuales” (*ibid.*)⁷⁸.

4. El concepto filogenético de especie propuesto por Brent Mishler y sus colaboradores.

Brent Mishler, botánico especialista en musgos, ha llevado adelante —solo (1985, 1999, 2009, 2010) y en colaboración con Donoghue (1982), Brandon (1987, 1989) y

Theriot (2000a,b,c)— una vigorosa campaña contra el CBE y otros conceptos afines de especie, prevalecientes desde la síntesis de 1940. Nadie podría negar que la variedad orgánica se distribuye en cúmulos discretos; pero es simplista postular que tal distribución depende primordialmente de la existencia de barreras reproductivas o que todos los distintos factores que de hecho la afectan determinan en todos los casos cúmulos coincidentes. En favor de este diagnóstico, Mishler y Donoghue (1982, pp. 494ss) aducen una serie de “consideraciones empíricas”. No parece haber una correspondencia necesaria entre las discontinuidades morfológicas, ecológicas y reproductivas observables entre organismos. Las especies gemelas, aunque reproductivamente aisladas, son morfológicamente indiscernibles; mientras que las encinas de Norteamérica, morfológicamente inconfundibles, hibridizan libremente (Burger 1975, citado en la p. 352, n. 50). Es claro asimismo que las discontinuidades en la variación morfológica o en la capacidad de procrear juntos no corresponde necesariamente a diferencias de nicho ecológico. Tampoco es cierto que las discontinuidades reproductivas sean más nítidas y por tanto menos arbitrarias que las morfológicas. En su sinopsis de la biología reproductiva de las angiospermas, Ornduff (1969) destaca la dificultad de delimitar especies rigidamente, atendiendo a la interfertilidad. En esta materia hay discontinuidades de muchos tipos y grados. “Los grupos de organismos van desde los completamente interfértiles hasta los completamente aislados reproductivamente. Jerarquías y redes de grupos que se cruzan varían de complejas maneras en el espacio y el tiempo. Por tanto, aunque decidiéramos que las discontinuidades reproductivas son las más importantes para la teoría, y que los nombres de las especies deben reflejarlas, la selección de lo que constituye una discontinuidad significativa sigue siendo problemática” (Mishler y Donoghue 1982, p. 495). Como anotan Bremer y Wanntorp (1979), las poblaciones alopátricas pueden divergir morfológicamente o conservar su semejanza por mucho tiempo, pero aun si divergen, ello no entrañará necesariamente que no puedan cruzarse, aunque es probable que la divergencia redunde en ello. Pero en todo caso, la divergencia morfológica y el aislamiento reproductivo no tienen que marchar juntos en el tiempo y el espacio. Muy significativo también es un fenómeno que Mishler (1990) explica a propósito del género *Tortula* de musgos, del cual estudia 23 especies que conviven simpátricamente en México. En ellas la reproducción toma múltiples formas, siendo completamente asexual en un extremo y frecuentemente sexual en el otro. Conforme al pensamiento biológico convencional, heredado de Dobzhansky y Mayr, los grupos sexuales deberían variar más dentro de cada población (debido a la recombinación) y menos entre poblaciones (debido al efecto homogenizador del flujo de genes); mientras que en los grupos de reproducción clonal tendría que ocurrir todo lo contrario, debido a que cada población evoluciona independientemente, sin intercambio de genes. Sin embargo, Mishler habría comprobado que no es así. Midiendo la diversidad con criterios fenéticos (análisis de variancias de datos morfométricos), por un lado, y estrictamente cladistas (contando el número de autapomorfismos), por otro, concluye que no hay una correlación manifiesta entre el modo aparente de reproducción y la nitidez con que se distinguen las especies. “La coherencia aparente de las especies morfológicamente reconocibles, no obstante la total falta de integración por flujo de genes, indicaría que los procesos responsables de la cohesión de las espe-

cies pueden ser otros que el flujo de genes, incluso en los grupos sexuados. De este modo, las especies asexuadas, lejos de ser una curiosidad de la que una buena explicación nos permitiría desentendernos, podrían encerrar la clave para entender una de los grandes cuestiones no resueltas de la biología evolutiva: ¿por qué tenemos especies?” (Mishler 1990, p. 96).

A la luz de estos hechos, Mishler juzga imposible retener el CBE. Junto a Donoghue (1982, p. 498) rechaza enfáticamente la exigencia de aislamiento reproductivo consumado que vimos defender a Willmann. De atenernos a ella, tendríamos que asignar a una misma especie todas las poblaciones entre las cuales puede ocurrir intercambio de genes. Aparte de que, como vimos arriba, tal posibilidad puede meramente reflejar un plesiomorfismo compartido por parientes distantes, la adopción de este criterio colapsaría familias completas en una o pocas especies⁷⁹. En el mismo estudio y en otros dos que cada uno publica por separado (Donoghue 1985; Mishler 1985), proponen un nuevo concepto filogenético de especie (CFE₂), que Hull (1999, p. 40) expresa concisamente así: “Una especie es el grupo monofilético menos inclusivo que puede definirse al menos por un autapomorfismo”⁸⁰. Esta definición singulariza a la especie entre los grupos monofiléticos con la propiedad señalada, pero a la vez implica que no hay una diferencia ontológica entre ellos. Apartándose de la tradición que ve a la especie como un ente histórico real —la *unidad de la evolución*— y a los taxones superiores como agrupaciones convencionales de conveniencia⁸¹, Mishler (1999, 2009, 2010) proclama que la especie no es sino un taxón más, tan real o tan convencional como los otros.

No tiene que haber una unidad taxonómica básica o fundamental; de hecho, no existe. Como resultado de la evolución, hay grupos monofiléticos anidados [unos dentro de otros]. La decisión de cuáles de ellos son taxones viene más tarde y envuelve preocupaciones humanas prácticas. La taxonomía es claramente una empresa humana, un conjunto estipulado de convenciones, de modo que los taxones formalmente nombrados pueden todos considerarse como decisiones prácticas de los taxónomos. Somos y debemos ser realistas, pero dado el número indefinido de grupos filogenéticos reales, el taxónomo tiene que decidir sobre la base de su importancia percibida cuáles de ellos va a nombrar [...]. Queremos hacer un claro distinguo entre el estatus ontológico de los grupos monofiléticos (que son entes reales de cuya existencia podemos tener o no evidencia epistémica, vale decir, apomorfismos) y el estatus ontológico de los nombres de taxones (que ontológicamente hablando son constructos humanos, aunque usemos el mismo tipo de evidencia epistémica para documentarlos). [...] Entre ambos hay una relación de inclusión, pues todos los taxones son grupos monofiléticos, pero la recíproca no es verdadera. (Mishler y Theriot 2000b, pp. 131-132)

La clasificación filogenética jerarquizada por el anidamiento sucesivo de los taxones en grupos monofiléticos cada vez más inclusivos no se deja ordenar en rangos fijos (género, familia, orden, clase, ...), de igual significación y parecida diversidad interna en todas las ramas del árbol de la vida: procariotes y eucariotes, plantas y animales, coleópteros y primates, etc.⁸². Por eso, Mishler respalda la idea de una taxonomía sin rangos, propuesta en el Código Internacional de Nomenclatura Filogenética o *Phylocode* (<http://www.ohio.edu/phylocode/>).

5. *Kevin de Queiroz y el concepto de especie como linaje de metapoblaciones.*

Nos dilataría mucho entrar en la discusión de Mishler con Claridge (2010) o de Mishler y Theriot con sus cosimposiastas en el libro de Wheeler y Meier (2000). Paso, pues, sin más a ocuparme con el último cladista post-hennigiano de mi muestra, el zoólogo —experto en lagartos— Kevin de Queiroz. Habiendo publicado tres artículos con Donoghue (1988, 1990a, 1990b) y cofundado con Gauthier (1990, 1992, 1994) la teoría que sustenta al *Phylocode*⁸³ en cuya elaboración técnica trabaja luego con Philip Cantino (2007), de Queiroz desarrolla su propio *concepto general de especie como linaje de metapoblaciones* (CGEL)⁸⁴, inspirado en la doble convicción de que “las especies son una de las unidades fundamentales de la biología”, como “las células, los genes, los organismos”, y de que, “no obstante las obvias diferencias entre los conceptos contemporáneos alternativos de especie, estos exhiben una unidad conceptual subyacente, que provee la base para un concepto unificado de especie” (2007, p. 879).

De Queiroz reconoce méritos a los diversos conceptos de especie, pero no celebra su proliferación. Las especies se emplean como unidades de comparación en distintos tipos de estudios; al aplicar conceptos basados en diferentes propiedades biológicas, tales estudios pueden conducir a resultados divergentes y además incomparables (2005a, p. 6601). La variedad de conceptos responde a la variedad de intereses de los especialistas: “los biólogos que estudian zonas híbridas tienden a subrayar las barreras reproductivas, mientras que los sistemáticos destacan la diagnosticabilidad y la monofilía y los ecólogos, las diferencias de nicho; los paleontólogos y taxónomos de museo acentúan las diferencias morfológicas, mientras que los genetistas de poblaciones y los sistemáticos moleculares enfatizan las genéticas” (*ibid.*). Sin embargo, según de Queiroz, los conceptos de especie alternativos e incompatibles pueden reconciliarse si reconocemos un concepto general que subyace a todos los que se manejan en el marco de la biología evolucionista: *una especie es un segmento de un linaje de poblaciones que evoluciona separadamente*⁸⁵. La voz “linaje” puede aplicarse a cualquier clase de seres que descienden unos de otros: genes, células, organismos, etc. A veces se emplea para designar toda la descendencia de uno de ellos, pero de Queiroz prefiere la voz “clado” para ese uso; respetando la etimología, reserva “linaje” para una *línea* de descendencia, esto es, una serie de seres de una de las clases aludidas, ordenada linealmente de modo que cada uno provenga, sin intermediarios, de su predecesor inmediato (la fig. 2 representa un árbol genealógico en el que he destacado un linaje en este sentido del término).⁸⁶



Fig. 2

De Queiroz usa el término *población* para designar un nivel de organización superior al de organismo, y no en la acepción más estrecha de “comunidad reproductiva de organismos sexuales” (1999, p. 52). Esto le permite contemplar la posibilidad de que haya

especies de organismos asexuados. La cuestión en juego puede formularse así: “¿es o no la reproducción sexual (flujo de genes) el único proceso que une linajes de organismos para formar poblaciones y, con ello, linajes de poblaciones?” (1999, p. 55). La discordia al respecto “solo corrobora la ecuación entre especies y linajes de poblaciones, puesto que se reduce a un desacuerdo sobre si los organismos asexuados forman tales linajes” (*ibid.*).

Según de Queiroz, la clara y consciente adopción del CGEL conlleva la solución del “problema de la especie”, esto es, las discrepancias entre los biólogos sobre la forma debida de concebir lo que el término *especie* designa. Si bien las partes en disputa entienden todas —o casi todas— que una especie es un linaje de poblaciones, cada una propone una propiedad adicional diferente como condición necesaria para que un dado linaje de poblaciones constituya en efecto una especie. Como las propiedades propuestas por distintas escuelas no tienen la misma extensión, sus definiciones de especie resultan ser incompatibles y redundan en diferencias en la delimitación y enumeración de especies reales. Esta dificultad se resuelve reconociendo que se trata de “propiedades contingentes no solo de los linajes metapoblacionales sino de las especies mismas, que estas [...] pueden adquirir o no en el curso de su existencia” (de Queiroz 2005a, p. 6605). Para ser especies, dichos linajes no tienen que ser fenéticamente discernibles, o diagnosticables, o monofiléticos, o reproductivamente aislados, o ecológicamente divergentes. *Basta que evolucionen separadamente de otros linajes de poblaciones*. Pero la posesión de alguna de esas propiedades suele ser evidencia —a menudo suficiente— de que un linaje de poblaciones evoluciona de ese modo, y por tanto todas ellas son relevantes para el reconocimiento y deslinde de una especie existente o que existió. “En el contexto de un concepto unificado de especie, cualquier propiedad que procura evidencia de la separación de linajes es relevante para inferir los linderos y los números de especies” (de Queiroz 2007, p. 883). Por otra parte, ninguna de ellas constituye un criterio infalible⁸⁷. Ninguna de estas propiedades “garantiza que un conjunto de poblaciones que la posea representa un linaje separado (una especie); pero la presencia de una sola de ellas constituye evidencia (siempre falible) que respalda esa hipótesis. Por otro lado, la ausencia de una o más de las propiedades en cuestión *no* constituye evidencia que contradiga a una hipótesis sobre separación de linajes” (2007, p. 884). Como en todos los campos del conocimiento, tener claramente concebido un concepto no exime de la necesidad de ejercer el juicio cada vez que se lo aplica⁸⁸. En el caso del concepto de especie tal ejercicio es fácil en las situaciones más familiares —¿qué campesino vacilaría en juzgar que sus gallinas, sus ovejas, sus perros forman linajes separados?— pero puede ser terriblemente arduo en otras, como comprobó Darwin durante los ocho años que dedicó a la clasificación de los cirrópodos (Darwin 1851a, 1851b, 1854a, 1854b). Como subraya de Queiroz, aunque los procesos llamados de *especiación*, en que un linaje de poblaciones se desprende de otro⁸⁹, respondan siempre a los mismos factores —separación geográfica, mutación aleatoria, deriva genética, selección natural—, la forma que gradualmente van tomando y los efectos en que se manifiestan varían mucho de caso en caso. Por esta razón, “cada uno de los criterios propuestos [por los defensores de los distintos conceptos de especie] probable-

mente fracasará, bajo ciertas condiciones, en la identificación de linajes separados” (1998, p. 70).

6. *A modo de conclusión*

Termino aquí mi recorrido de los conceptos modernos de especie⁹⁰. Su examen corrobora ciertas generalizaciones filosóficas a que conduce —me ha conducido— el estudio de la historia de la física. A la luz de esta es bastante obvio que la formación de conceptos científicos no se lleva a cabo reflexionando sobre los datos inmediatos de la conciencia (si es que ellos existen siquiera). La vida de las ciencias y en general del pensamiento humano empieza *in medias res* y la reflexión que genera conceptos se ejerce sobre una experiencia ya conceptualizada, que cada cohorte etaria recibe, a medio construir, de la precedente. Ello constriñe severamente la libertad creadora del entendimiento. La historia intelectual que he relatado ilustra y respalda estas conclusiones. Si Darwin, junto con descartar el fijismo creacionista de sus contemporáneos, hubiera arrojado por la borda el concepto mismo de especie biológica forjado bajo dicha perspectiva, sus colegas probablemente habrían tildado su obra de excéntrica, relegándola a esa zona de sombra, en la periferia de las ciencias, donde pululan los genios lunáticos e incomprensidos. Un siglo y medio más tarde, tras una serie de cambios inesperados en el pensamiento y en la práctica que —empezando por la propia teoría de Darwin y el proceso de electrificación iniciado poco después— han trastornado las ciencias y la misma forma de vivir, nuestra civilización está mucho más abierta a la adopción de novedades, incluso en una disciplina tan conservadora como la taxonomía. Pero, aún así, la tradición ofrece una resistencia tremenda, reforzada por la misma multiplicación de los focos de iniciativa innovadora⁹¹. De este modo se confirma lo que ya a fines del siglo XVIII y principios del XIX habían entendido los primeros historicistas: la garantía más segura contra la disgregación del saber a manos del arbitrio de las inteligencias individuales es la historicidad misma de la ciencia y de los conceptos, aunque haga tiritar de miedo a los dogmáticos. Como quiera que sea, es claro que cada conceptualización solo puede ser controlada con otras, o sea juzgada por sus pares. Platón propugnaba ceñir los conceptos a las coyunturas que hay⁹². Pero lo real, que nos precede y sobrepasa, no presenta coyunturas sino al discurrir reflexivo de cada uno y a la conversación entre todos.

NOTAS

¹ Salvo indicación contraria, yo mismo he traducido las citas que tomo de fuentes en otro idioma.

² Mayr (1965) propuso llamar “cladista” a Hennig y su escuela, para quitarles el uso exclusivo del epíteto “filogenético” que, según él, era aplicable también a su propio enfoque. La palabra deriva del griego κλάδος, “rama”. Julian Huxley (1958, p. 27) propuso llamar en inglés “clades” a las “unidades monofiléticas de cualquier tamaño”; en castellano decimos “clado”, aunque el DRAE aún no registra este vocablo.

³ Uso la voz “clase” en la acepción nº 2 del DRAE: “Orden en que, *con arreglo a determinadas condiciones o calidades*, se consideran comprendidas diferentes personas o cosas”. En otras palabras, una *clase* es un conjunto definido por una connotación o intensión, cuyos miembros se distinguen del resto de las cosas por la posesión de una o más propiedades características comunes a todos ellos.

⁴ Como observó años más tarde un seguidor de Darwin, cuesta creer que un distinguido mineralogo y filósofo como Whewell “hubiera realmente tenido el coraje de decir que un *Rhinoceros tichorhinus*, por ejemplo, ‘fue producido sin progenitores’, o ‘se desarrolló a partir de cierta sustancia embrionaria’, o que súbitamente surgió del suelo como el león de Milton, ‘manoteando para liberar sus partes traseras’” (T.H. Huxley 1887, p. 194; cf. Darwin 1859, p. 483).

⁵ El programa de *partir* el reino de la vida en especies —esto es, de dividirlo exhaustivamente en partes que mutuamente se excluyen— ejerce todavía su fascinación sobre algunos científicos. Así Kornet (1993) puso empeño en definir la especie, dentro del marco de la biología evolucionista, de tal modo que la conespecificidad sea una equivalencia. Así asegura la partición del universo considerado, pero este no incluye todos los organismos. Kornet emplea una versión casi inalterada del concepto de especie de Hennig (que explicaré en la parte II), pero desatiende su prudente advertencia: “Como el proceso de especiación —el aislamiento genético completo de comunidades reproductivas sucesoras respecto de una comunidad reproductiva original— requiere mucho tiempo, hay cierta borrosidad en la delimitación de las especies” (Hennig 1966, p. 66).

⁶ Sobre el tratamiento del flogisto por Lavoisier, véase Lewowicz 2009, II.2, “El ninguneo de los referentes”.

⁷ El medio siglo anterior cubre aproximadamente lo que Julian Huxley (1943, p. 22) llamó “el eclipse del darwinismo”. Por falta de espacio, la paso por alto aquí. Véase Bowler 1983, 1988.

⁸ Como anotó Hull (1988, p. 142, n.3): “Interminable confusión ha causado Darwin al seguir llamando ‘especies’ a las especies, a pesar de que este término siempre se había referido a entes estáticos”.

⁹ Por eso Griffiths (1974) sostuvo que el ordenamiento de los organismos en especies y taxones superiores no debe llamarse “clasificación”, sino “sistematización”. Pero esta convención no se ha impuesto y no la adoptaré aquí.

¹⁰ Woodger (1952, p. 19) lo había expresado con meridiana claridad: “Las especies de Darwin y las especies de Linné en absoluto son la misma cosa—aquellas son entidades concretas con un inicio en el tiempo y estas son abstractas e intemporales”.

¹¹ Lo consagra el DRAE, 23ª ed., *s.v. individuo, a*: “4. m. Cada ser organizado, sea animal o vegetal, respecto de la especie a que pertenece”. Es la acepción corriente de la voz inglesa “individual” en Darwin 1859 (*vide* pp. 56, 60, 78, 268, 485); pero el 6 de abril de 1868, Darwin escribe a Wallace: “La Selección Natural no puede efectuar lo que no es bueno para el individuo, incluyendo en este término una comunidad social” (F. Darwin y A.C. Seward 1903, 1, p. 294).

¹² Como muestra Gayon (1996), las especies fueron concebidas como entes históricos singulares ya por Buffon, quien, por otra parte, coqueteó con el transformismo, pero en definitiva rehusó adoptarlo (cf. Buffon 1749ss. t. 1, p. 38; t. 2, p. 18; t. 4, pp. 384-385; t. 11, pp. 365-374; 13, p. i; t. 14: pp. 10-11).

¹³ Este modo de contraponer *taxón* y *categoría* es estándar en la literatura sobre nuestro tema. Por eso, debo prevenir al lector contra el uso desaprensivo y turbador de “categoría” como sinónimo de “predicado descriptivo” (del tipo: *X es un niño*) en la obra, por lo demás excelente, de Jody Hey (2001). Este uso proviene de la psicología cognitiva (cf. Lakoff 1987, Carey

2009); a los lectores de Aristóteles y Kant nos cuesta convivir con él, aunque Hey sorprendentemente se lo atribuya al primero (2001, p. 49).

¹⁴ Este doble sentido de “especie” es el tema de la nota lapidaria con que Mayr (1976) respaldó públicamente la tesis de Ghiselin, creyendo cerrar así el debate al respecto. Sesenta años antes ya lo había explicado con meridiana claridad su compatriota, el zoólogo Ludwig Plate (1914, p. 118), sin utilizar la palabra “individuo” en otra acepción que la familiar a sus colegas: “Las palabras especie, género, familia, etc. tienen un doble sentido. Por un lado, designan *conceptos de grupos* y, en cuanto tales, son abstractas como todos los conceptos; pero también designan a los objetos reales que están en la base de esos conceptos, es decir, *complejos de individuos*, y estos complejos son naturalmente exactamente tan reales como los individuos que los componen. Estos complejos de individuos son diferentes entre ellos en cuanto el complejo de individuos de una especie es completamente independiente del análisis humano y por tanto existe objetivamente en la naturaleza, porque los compañeros de especie (*Artgenossen*) se reconocen como tales y se multiplican procreando entre ellos, mientras que los grupos de individuos supraordenados (género, familia, etc.) no se forman por sí mismos, sino solo por el entendimiento humano que compara y reflexiona. En este sentido, la especie es algo real, mientras que el género, la familia, y en general los grupos superiores son de índole abstracta”.

¹⁵ El proceso de formación de una nueva especie —en alemán *Artbildung*— debió llamarse en castellano “especificación”; pero esta voz ya está comprometida en otros usos, por lo cual, imitando al inglés, usaré la feísima palabra *especiación*. De ella obtenemos el verbo intransitivo *especiarse*, para designar el evento —presumiblemente no instantáneo— en que una especie se transforma en otra o se divide en dos o más especies nuevas.

¹⁶ Como anécdota personal consigno aquí que, mucho antes de conocer a Ghiselin, me prepararon comprenderlo y apreciarlo el antiplatonismo que aprendí de Wittgenstein y, más directamente, la lectura de Wilhelm Schapp (1884-1965), un filósofo alemán que pasó casi totalmente desapercibido fuera de su país. En su libro *Enredado en historias* (1953, p. 63), se refiere a “la estirpe (*Geschlecht*) de los leones que, tal como el león singular Hércules, forma también un individuo (*Individuum*), algo que existe una sola vez (*ein Einmaliges*); pero un individuo de enorme magnitud. No es un individuo singular ni una manada de individuos, sino más bien la estirpe de los leones, que surge de una vez, que al parecer apareció por primera vez en algún sitio y algún momento y que del mismo modo puede extinguirse”. Schapp destaca que cada león está unido a su estirpe por el cordón umbilical que lo ató a su madre; después de cortado, “sigue siendo el enlace más íntimo entre dos seres vivos, un enlace incomparable con cualquier otro, si hablamos de seres vivos” (1953, p. 62).

¹⁷ Antes que todos ellos, Hennig (1950) —cuya obra Ghiselin (1984, p. 212) dice haber leído en 1964— concibió inequívocamente la especie biológica como un ente concreto. (*vide* Hennig 1965, p. 97; 1966, pp. 16-20, 29-31). Véase asimismo Griffiths (1974), quien respalda (en la p. 103) con una cita de Woodger (1952, p. 19) su propio tajante rechazo de la concepción de las especies como clases. A los autores citados me atrevo a añadir el nombre del gran botánico G. Ledyard Stebbins, no obstante sus protestas contra Mayr y Ghiselin. “Para mí —dice— llamar *individuo* a una especie es tan inaceptable como llamarla *clase*. Sin embargo, [la especie] es una entidad cuya unidad se sostiene gracias a la función común de sus individuos: reproducción y conservación de un cierto acervo genético cuando es simpátrida con otras entidades similares que compiten mutuamente” (1987, p. 199). Su *argumentum ad hominem* contra Ghiselin —“Michael, jamás has visto un partido de los Gigantes de San Francisco en que el mismo *pitcher* juegue durante los nueve *innings*?”— prueba más bien que el equipo de los Gigantes, uno de los

miembros *individuales* de la Liga Mayor del béisbol, nunca ha estado representado por el mismo *conjunto* de jugadores durante todo un partido. Concluyo, por esto, que el rechazo de Stebbins radica en sus preferencias léxicas. Leigh Van Valen (1988, p. 50, última línea) opone enfáticamente su postura a la de Mayr, pero enseguida enumera dieciséis “propiedades que, confío, la mayoría de los biólogos convendrá que se aplican a la mayoría de las especies”. Quince de ellas solo pueden atribuirse a lo que Ghiselin llama “individuos” y que Van Valen prefiere llamar *units*. La única excepción es la propiedad n° 14 —“Posesión de caracteres fenotípicos, génicos y genotípicos que conjuntamente difieren de los de cualquier otra especie” (1988, p. 51)—, la cual puede adjudicarse tanto a un individuo como a una clase. Una vez más, pues, la discrepancia es más bien idioléxica.

¹⁸ La taxonomía fenética entiende que la clasificación de los organismos debe fundarse en sus semejanzas y diferencias *observables* y atenerse a la “suma empírica de la información disponible sobre cada taxón, sin juzgar el valor filogenético de esos caracteres” (Sokal y Sneath 1963, p. 101). Se asigna igual peso a todos los caracteres, para que la comparación sea “objetiva” (aunque —como observó Sober 1988, p. 145— la ponderación uniforme también entraña una decisión sobre el peso de cada carácter). Como oportunamente señaló Farris (1982, p. 415): “Los feneticistas rara vez niegan que sus métodos clasifican los productos de la evolución. Pero sostienen que la clasificación de productos debe estar exenta de suposiciones sobre el proceso. Sin embargo, el proceso y el producto mal podrían ser del todo independientes. [...] Al intentar prescindir de consideraciones filogenéticas, [los feneticistas] han dejado la relación entre proceso y producto meramente sin reconocer y por tanto sin entender”. Me parece obvio, por otra parte, que para ser fieles a sus principios, los feneticistas tendrían que clasificar en especies diferentes a la larva y la imago de la mosca común, y también a cada sexo de aquellos cirrópodos, descubiertos por Darwin, cuyos machos crecen solo hasta convertirse en una pequeña gónada que se instala a vivir como parásito en la vecindad de los órganos sexuales de una hembra. (Cf. la descripción de *Ibla cumingi* en Darwin 1851b, pp. 181-201). De hecho, Cuvier (1829) describió el macho de cierto cefalópodo del género *Argonauta* como un “gusano de un nuevo género”, parasitario del cefalópodo hembra, bautizándolo *Hectocotylus octopodis*. El origen y desarrollo de la taxonomía fenética numérica entre 1950 y 1980 ha sido narrado con inteligencia e ironía por Hull (1988, pp. 117-130 *et passim*); Vernon (2001) relata más anodinamente la misma historia, pero explica bien los tropiezos objetivos que frenaron el avance del programa feneticista, entre los que sobresale la labilidad e incertidumbre de cualquier catálogo de caracteres que no repose en supuestos teóricos (sin tales supuestos ¿cómo excluir de entre los caracteres taxonómicamente relevantes el cociente entre el número de patas de un animal y el número de tipos de receptores retinales en sus ojos?).

¹⁹ Esta idea filosófica insostenible anima todavía a Keller, Boyd y Wheeler (2003, pp. 96-97) a rechazar la posición de Ghiselin como “un remanente obsoleto del pensamiento positivista lógico” (cito literalmente del resumen en castellano antepuesto al artículo).

²⁰ De todos modos, tanto según Cantor como según Kitcher, los conjuntos *obviamente no son* clases, aunque el paleontólogo Eldredge opine lo contrario (1985, p. 141); desde luego, no lo es ninguno de los conjuntos que forman la jerarquía conjuntista — \emptyset , $\{\emptyset\}$, $\{\emptyset, \{\emptyset\}\}$, $\{\emptyset, \{\emptyset, \{\emptyset, \{\emptyset\}\}\}$,...—, excepto el primero, \emptyset , identificable con la clase $\{x: x \neq x\}$. Irónicamente, \emptyset , aunque se lo llama “el conjunto vacío”, no satisface ni la caracterización de Cantor, ni la de Kitcher: no es una reunión de elementos ni constituye o refleja una operación de reunir atribuible a un sujeto ideal. Siempre cabe, claro, identificar cualquiera de los miembros de dicha jerarquía —salvo el primero— con la clase de los cardinales menores que él. Esta ma-

niobra puede ayudar a quien se sienta perdido en un debate público sobre el tema, pero es poco iluminadora. Se deja aplicar también, con parecida circularidad, a las especies biológicas extintas, cada una de las cuales se puede equiparar con la clase de los organismos que alguna vez la integraron.

²¹ Elijo calculadamente el último ejemplo, recordando que el partido *tory* no se define por un programa o una ideología, sino exclusiva y decididamente por su historia. Estimo que Ghiselin (1987, p. 128) concede demasiado a sus adversarios cuando declara erróneo decir que “Bucéfalo era *un Equus caballus*”, utilizando como predicado el binomio latino que es el nombre propio de la especie. En mi primer ejemplo, “Orléans” es innegablemente el nombre propio de un linaje.

²² Recientemente el filósofo Michael Devitt ha intentado resucitar el esencialismo en la biología, aunque al precio de quitar a las esencias la eficacia causal que prestaba interés epistémico —explicativo y predictivo— a la *ἰδέα* de Platón y al *τί ἦν εἶναι* de Aristóteles. Para Devitt —si no lo entiendo mal— la esencia de la especie *Canis familiaris* es lo que hace que el beagle Snoopy y el collie Kep sean perros, pero no en virtud de un dinamismo inmanente o trascendente que le sea inherente, sino solo en cuanto ella es el verificador (*truth-maker*) de las proposiciones “Snoopy es un perro” y “Kep es un perro”. “Una propiedad *P* es una propiedad esencial de ser un *F* si y solo si cualquier cosa es un *F* parcialmente en virtud de que tiene *P*. Una propiedad *P* es la esencia de ser un *F* si y sólo si cualquier cosa es un *F* en virtud de tener *P*”. (Devitt 2008, p. 345). Evidentemente, para que la filosofía de Devitt pueda aplicarse a las especies biológicas tendría que haber esencias expresables mediante una disyunción de predicados (vgr. en la forma “*x* es un perro si y solo si $P_1x \vee P_nx_n$ ”). Estimo que la aceptación de tales “esencias” polimórficas inutiliza cualquier virtud epistémica que un pensamiento esencialista pudiese reclamar para sí.

²³ Un ejemplo: la mosca *Drosophila sechellia* pone huevos, come y procrea solo en la fruta del noni o mora de la India (*Morinda citrifolia*), que es completamente tóxica para las larvas y adultos de sus parientes más cercanos (Coyne y Orr 2004, pp. 60s).

²⁴ En inglés se lo designa con la sigla BSC, por *biological species concept*. Claridge (2010, p. 95) señala con justicia que “el avance más importante hacia lo que ha llegado a conocerse” bajo este nombre se debe a Poulton (1906). Mayr (1942, p. 119) llamó a su definición “the biological species definition”. La intención proselitista y publicitaria de esta expresión es bien notoria en ese idioma, que no distingue sintácticamente entre “definición biológica de especie” y “definición de especie biológica”, generando así una falsa impresión de antonomasia. Pero el CBE ciertamente no es el único concepto posible de especie biológica, ni el único que se basa en criterios biológicos. Como dijo Simpson (1961, p. 150 n.2): “No veo cómo una definición relevante de una categoría de grupos de organismos puede ser otra cosa que biológica”. Últimamente de Queiroz (1999) ha distinguido nítidamente entre el *concepto biológico de especie* de Mayr y su explícita *definición biológica de especie*. Esta última impone al primero —según de Queiroz, indebidamente— el aislamiento reproductivo como condición necesaria. Eliminado este requisito se obtiene un concepto que es efectivamente biológico, en cuanto solo es aplicable a entes biológicos: el concepto general de especie como linaje de poblaciones, patrocinado por este autor, al cual me refiero en las pp. 352 ss.

²⁵ Por ejemplo, el flujo de genes entre las especies de flor del mono, *Mimulus lewisii* y *Mimulus cardinalis*, que conviven en partes de la Sierra Nevada en California, se estima en una milésima parte del flujo de genes entre ejemplares conespecíficos, pero no es igual a cero (Ramsey et al. 2003). Me pregunto qué opinaríamos acerca de la identidad específica del *Homo sapiens* si se

constatara que hay partes del mundo donde intercambia genes con el *Pan paniscus* en esa proporción.

²⁶ Juan Manuel Garrido (comunicación privada) me comenta: “Así es como las definiciones dejan de definir, pero me parece que esta morigeración en especial era inevitable”. En relación con esto merecen reflexión las palabras de Eldredge y Cracraft, a propósito de la existencia demostrada de híbridos de dos especies visualmente inconfundibles de sapo (*Bufo americanus* y *Bufo fowleri*): “¿Cuán rampante ha de ser la hibridización antes de que fusionemos en una sola especie biológica dos cúmulos previamente considerados como comunidades reproductivas discretas? Aquí penetramos en un área gris. Si los híbridos son plenamente interfértiles con ambas ‘especies’ progenitoras, rechazamos la hipótesis de que estas ‘especies’ son de hecho discretas. Cualquier signo de inviabilidad reproductiva de los híbridos, ya sea entre ellos o con cualquiera de las dos ‘especies’ permite presumir que los dos cúmulos constituyen en efecto dos comunidades reproductivas distintas, coherentes consigo mismas pero imperfectamente separadas entre ellas. Los casos en que solo se observan ejemplares morfológicamente intermedios, pero sin datos concomitantes sobre cruces, no admiten una solución decisiva”. (1980, pp. 100-102), De cara a tales situaciones, Rainer Willmann prefiere una definición que defina de veras, aunque no cubra todos los casos que se intentaba captar con ella. “Si queremos designar como especie la unidad más pequeña que subsiste en la naturaleza aislada biológicamente de otras poblaciones, y si el concepto de especie ha de referirse a objetos reales, [...] entonces ‘aislamiento reproductivo’ tiene que significar aislamiento absoluto. Esto es un criterio del estricto concepto biológico de especie que destacaré como ‘concepto consecuente de bioespecie’” (1985, p. 47). Aunque reconoce que “el comienzo y el fin del estado de ‘bioespecie’ se producen paulatinamente” y que “los grupos de individuos que llamamos ‘especies’ (*Arten*) e incluso ‘bioespecies’ (*Biospezies*) pueden encontrarse en distintas etapas de este desarrollo”, Willmann es enfático: “Con pleno derecho se llaman bioespecies solo aquellos grupos de poblaciones que se encuentran en aquella etapa en la que, como comunidad procreativa, están reproductivamente aislados *en forma absoluta* de otras poblaciones” (1985, p. 54; cursiva mía). Pero, como bien anota Claridge (2010, p. 103), “el proceso de especiación es continuo, de modo que será muy difícil trazar líneas reales entre especies mientras evolucionan y cabe esperar etapas intermedias”, aun cuando “la realidad de la especie [...] no queda invalidada por dicha borrosidad”.

²⁷ La expresión “mecanismos aislantes” (*isolating mechanisms*) la introdujo Dobzhansky (1935, p. 349; cf. 1937, pp. 228-258) y estuvo muy difundida hasta que Paterson (1976 en 1993, pp. 3-5) señaló que la voz “mecanismo” sugería un dispositivo adoptado con un propósito. De hecho, más apropiado que “barreras reproductivas” sería decir “barreras a la reproducción” o “barreras antirreproductivas”. También se suele decir “barreras aislantes”.

²⁸ En inglés se usa la sigla RSC, por *recognition species concept*. Debido a la imposibilidad de usar en castellano el sustantivo “reconocimiento” en aposición a “concepto de especie”, he optado por reemplazarlo con el adjetivo “recognitivo” (que no figura en el DRAE pero no cuesta nada entender).

²⁹ SRMS en inglés, por *specific mating recognition system*. El epíteto “específico” fue introducido por Paterson (1980) para evitar una confusión posible. Un hombre reconoce a su propia mujer, en una tienda donde pululan otras setenta, en cuanto divisa la parte superior de su cabellera asomar sobre un perchero lleno de vestidos. Pero Paterson no habla del sistema de reconocimiento que en este caso está en juego, sino de aquel en virtud del cual un varón reconoce a

cualquier mujer como pareja potencial —inconfundible con una mona, o una gaviota, o una rana, y también, ciertamente, con otros varones— y es a su vez reconocido como tal por ella.

³⁰ Aun si adoptamos este sentido amplísimo, no parece razonable describir como sistema de *reconocimiento* la polinización por insectos ajustados anatómicamente y etológicamente a los estambres y pistilos de las flores de una determinada población y no de otras. Por eso es preferible decir “sistemas de fertilización”, aunque uno emplee las siglas SERP o SMRS.

³¹ *Vide* Bigelow 1965; Loftus-Hills 1975; Harper y Lambert 1983; Spencer et al. 1986, 1987; Butlin 1987a, b, 1989. Se ha comprobado que, cuando las distribuciones geográficas de dos especies afines se traslapan, la discriminación sexual a favor de los miembros de la propia especie y contra los de la otra suele ser más intensa en los especímenes procedentes de la zona de simpatria que en aquellos capturados en lugares donde vive solo una de esas especies. En un principio, esto se adujo como evidencia a favor de la hipótesis de Dobzhansky; pero es claro que la mayor preferencia podría haberse desarrollado en simpatria *después* que se completó —en alopatria— la especiación. En tales casos no cabe hablar de un *refuerzo* (*reinforcement*) de las barreras reproductivas —ya suficientemente establecidas—, sino del *desplazamiento de un carácter reproductivo* (*reproductive character displacement*); *vide* Brown y Wilson 1956.

³² “Los miembros de una especie comparten un SERP común. La razón de ser de un SERP es asegurar la singamia efectiva dentro de una población de organismos que ocupan su hábitat preferido. Los caracteres del SERP están adaptados para funcionar eficientemente en este hábitat preferido. Se sigue entonces que habrá surgido una nueva especie cuando todos los miembros de una pequeña subpoblación aislada de una población progenitora hayan adquirido un nuevo SERP que facilita el logro de la singamia bajo las nuevas condiciones y que, de manera enteramente fortuita, hace imposible la transmisión eficaz de señales entre la población prohibida y la población progenitora” (Paterson 1982a, p. 54).

³³ Doy gracias a un revisor anónimo por haber dirigido mi atención al caso de los cíclidos africanos.

³⁴ A este respecto, vale la pena subrayar que la notoria marginalidad de los ámbitos en que se habrían comprobado los casos de especiación simpátrida aludidos responde a la necesidad metodológica de excluir la alternativa alopátrida, para lo cual hay que ir a “remotas islas oceánicas, anfitriones de parásitos o lagos pequeños” (Barluenga et al. 2006, p. 719).

³⁵ Es oportuno recordar aquí que, como las bacterias intercambian genes, Dykhuizen y Green (1991, pp. 7266s) propusieron aplicarles el CBE basándose en este proceso, aunque entre ellas este nada tiene que ver con la reproducción. Cohan (2001, p. 517) objeta que, si bien es posible clasificar las bacterias en especies siguiendo los patrones de recombinación genética, no hay ninguna motivación biológica para hacerlo, pues, a diferencia de los eucariotes, “el intercambio genético entre especies bacterianas no obstaculiza la divergencia adaptativa, de modo que el aislamiento sexual no constituye para ellas un hito en el camino hacia la divergencia permanente: las especies bacterianas que intercambian genes son libres para divergir sin límites en todos sus caracteres, neutrales y adaptativos”.

³⁶ Sterelny (1999, p. 123) observa atinadamente que, si la especie es un nivel de organización biológica surgido en el curso de la evolución, no puede extenderse a todos los seres vivos, pues hay filos que datan de mucho antes que esa forma de organización existiera.

³⁷ Cf. nota 17. Los fenetistas pensaron que, si tenían en cuenta muchos caracteres a la vez, podían asignarle el mismo peso a todos. Al manejar un gran número de datos (como les permitía el ordenador), cualquier desviación resultante de sobrevalorar o minusvalorar un carácter particular sería nivelada por las estadísticas de los demás caracteres.

³⁸ En inglés se usa la sigla GCSC, por *genetic cluster species concept*. La sintaxis castellana no permite usar la frase sustantiva “cúmulo genético” en aposición a “concepto de especie”, y nos obliga a intercalar “en cuanto” (vale decir, “entendida como”).

³⁹ En otro pasaje Coyne y Orr observan atinadamente: “Definir las especies simplemente como cúmulos no arroja ninguna luz (*offers no insight*) respecto a cómo esos cúmulos surgen y se mantienen” (2004, p. 32).

⁴⁰ En inglés se usa la sigla CSC, por *cohesion species concept*. Cf. la nota 28.

⁴¹ Esta expresión —en inglés, *genetic drift*— designa la evolución *aleatoria* del genoma de una población a lo largo de sucesivas generaciones, debido a efectos de muestreo. Véase la explicación que doy enseguida, en la nota 43. El DRAE (22ª ed.) omite el adjetivo “aleatoria”, indispensable para caracterizar el referido fenómeno; los genomas también evolucionan por mutación y selección natural.

⁴² En un ensayo memorable, Hutchinson (1965) definió el *nicho fundamental* de una especie como un volumen en un espacio euclidiano n -dimensional E , donde n es el número de variables ambientales relevantes para la viabilidad de la especie. La figura geométrica del nicho fundamental puede determinarse así: desde un punto O del espacio E se trazan n ejes mutuamente ortogonales X_1, \dots, X_m , que se asignan, respectivamente, a las variables x_1, \dots, x_m ; en cada eje X_i se marca, en torno a O , un intervalo cuyos límites representen los valores mínimo y máximo de x_i compatibles con la vida de esa especie; de este modo se define un hiperparalelepípedo rectángulo n -dimensional: el *nicho fundamental* de la especie. No es necesario que esta lo ocupe íntegro. Por ejemplo, aunque pueda sobrevivir entre los 1500 y los 3500 metros de altura, puede verse confinada de hecho a alturas superiores a los 2000 metros porque hay otra especie, capaz de vivir hasta esa altura, que la aventaja y la excluye de la zona donde sus nichos respectivos se traslapan. El *nicho realizado* de la especie es la parte del nicho fundamental que ella efectivamente ocupa. Templeton (1989, pp. 14s) expresa estas ideas concisa pero algo críticamente como sigue: “El nicho fundamental se define por las tolerancias intrínsecas (esto es, genéticas) de los individuos frente los diversos factores ambientales que determinan la variedad de los ambientes en que dichos individuos son potencialmente capaces de vivir y reproducirse”.

⁴³ Kimura (1983, p. 37) define la *deriva genética aleatoria* como “la fluctuación aleatoria de las frecuencias de los genes en una población, causada por el muestreo aleatorio de gametos en la reproducción”. Para entender sus implicaciones, consideremos una población ideal, cada uno de cuyos miembros tiene la misma probabilidad de procrear con cualquiera de ellos. En tal caso, en ausencia de presiones selectivas, la probabilidad de que un determinado gen esté representado en un miembro de la progenie depende únicamente de la frecuencia relativa inicial de ese gen en la población. Sin embargo, si la población es finita, la frecuencia relativa de ese gen en la próxima generación rara vez coincide exactamente con esa probabilidad. (El caso es similar al de un juego de dados: es muy raro que se obtengan exactamente cinco ases cuando se lanza 30 veces un dado bien balanceado). En la tercera generación, la probabilidad del gen depende de su frecuencia relativa en la segunda, y nuevamente la frecuencia efectiva rara vez coincidirá con esa probabilidad; es posible que esté más cerca de la frecuencia inicial o también que diste más de ella. Por esta vía, un gen representado inicialmente en una parte de la población puede eventualmente estar presente en toda ella, o también desaparecer por completo. Para más detalles y una discusión de modelos más realistas, véase Templeton (2006), capítulos 4 y 5.

⁴⁴ La atribución del CSC a Meglitsch se basa, presumo, en que este autor, que deplora la inaplicabilidad del CBE a los organismos que no prohija una pareja (1954, p. 55), subraya la sig-

nificación de las “fuerzas cohesivas” para la existencia y estabilidad de las especies, también el caso de este tipo de organismos (1954, p. 63). Sin embargo, dentro del panorama de conjunto que intento bosquejar, yo situaría más bien a Meglitsch, con Simpson, entre los primeros partidarios del concepto evolucionista de especie (CEE) al que me referiré luego. Debo señalar que a continuación inmediata del pasaje citado, Cohan (2001, p. 217) agrega que “por cierto, los ecotipos bacterianos también son compatibles con las especies del Concepto Ecológico de Especie de Van Valen (1976)”, al que me referiré en la nota 50. Y enseguida concluye: “Para las bacterias, el paso decisivo en el surgimiento de los ecotipos consiste en zafarse de los eventos de selección periódica que ocurren dentro del ecotipo progenitor; en este punto, los ecotipos nacientes quedan libres para divergir sin restricciones (Cohan 1994). Así, los ecotipos bacterianos poseen la propiedad quintaesencial de todos los conceptos modernos de especie: son linajes evolutivos irreversiblemente separados, cada uno de los cuales tiene sus propias tendencias evolutivas y su destino histórico (Simpson 1961, Wiley, 1978, de Queiroz, 1998)”.

⁴⁵ Mayr (1946, p. 273) introdujo la imagen de la no-dimensionalidad en un sentido aun más restringido y estricto: “La presencia o ausencia de una brecha (*gap*) reproductiva solo puede ponerse a prueba donde las poblaciones están en contacto. Así la especie tiene plena realidad objetiva solo en una fauna o flora locales” (Mayr 1949, p. 371).

⁴⁶ Vimos que Darwin avalaba la realidad de las especies justamente invocando su indubitada “existencia temporal” (carta a Asa Gray del 11.08.1860, citada en la p. 328).

⁴⁷ En inglés se usa la sigla ESC, por *evolutionary species concept*. El libro de Simpson (1944) es considerado, junto con los de Dobzhansky (1937) y Mayr (1942), como uno de los tres textos fundacionales que aseguraron el triunfo de la “nueva síntesis” del darwinismo y el mendelismo, basada en la genética de poblaciones de Ronald Fisher, J.B.S. Haldane y Sewall Wright.

⁴⁸ Simpson (1951, p. 290) concluye que “la interesterilidad confiere certeza a la predicción de roles separados”; en el mismo sentido se pronuncian de Queiroz y Donoghue (1988, p. 330). Simpson (1961, p. 160) sostuvo más tarde que no cabe atribuir roles evolutivos diferentes a las llamadas especies crípticas o gemelas (*cryptic or sibling species*; *vide infra* nota 66), las cuales, aunque están mutuamente separadas por barreras reproductivas, son anatómica, fisiológica, etológica y ecológicamente indiscernibles. Con respecto a ellas, habría pues una discrepancia entre el CEE y el CBE. Sin embargo, como observó Van Valen (1976, p. 234), tales poblaciones simpátricas aunque reproductivamente aisladas, con fenotipos similares, “no podrían persistir juntas si no ocupasen zonas adaptativas mínimamente diversas”. Sobre las especies gemelas, véase Mayr (1942, p. 151 *et passim*; 1963, pp. 33-58); sobre las diferencias que hay entre sus respectivos genomas, cf. McCune y Lovejoy (1999, p. 176) y los cientos de publicaciones que arroja una búsqueda de <sibling species> en el sitio web de PubMed.

⁴⁹ “*An evolutionary species is a lineage (an ancestral-descendant sequence of populations) evolving separately from others and with its own evolutionary role and tendencies*”.

⁵⁰ Aludí en la nota 42 al concepto matemático de *nicho* propuesto por G.E. Hutchinson. Pero Simpson aparentemente está pensando en algo menos abstracto, tal vez equiparable a las “condiciones de existencia” de que hablaba Cuvier. No será inoportuno insertar justamente aquí una breve nota sobre el concepto ecológico de especie (CEE) que Leigh Van Valen (1976) presentó como una modificación —“radical”— del CEE de Simpson. Su reflexión fue motivada por la crítica de Burger (1975) a la aplicación del CBE a las encinas (*Quercus*). La ampliamente difundida encina norteamericana *Quercus macrocarpa* hibridiza con otras siete especies nativas, que a su vez hibridizan entre ellas y con otras seis; dos de estas han hibridizado además con la exótica *Quercus robur*, la encina europea; los híbridos son normalmente fecundos y pueden cru-

zarse con las especies progenitoras. Los binomios empleados en la clasificación de las encinas corresponden pues a poblaciones generalmente fáciles de reconocer, pero que no están genéticamente aisladas. Sin embargo, el binomio debería seguir siendo la unidad básica para la recuperación de información sobre los seres vivos y debe asignarse al CBE un rango taxonómico que no quebrante y confunda una jerarquía de comprobada funcionalidad. Burger concluye con estas palabras: “Tenemos que hacer claro que el rango de la especie cubre una variedad de situaciones. La aplicación rigurosa de un concepto estrictamente definido puede parecer una metodología más racional, pero estoy convencido de que el mundo de los seres vivos es demasiado rico en su diversidad para que este enfoque resulte práctico” (1974, p. 50). Reconociendo que la especie es solo una clase de unidad evolutiva y que hay además muchas otras, Van Valen propone la siguiente definición del CE^cE: “Una especie es un linaje (o un conjunto estrechamente relacionado de linajes) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente de la de cualquier otro linaje en su ámbito y que evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de su ámbito” (1976, p. 233). Un linaje es un clon o una secuencia genealógica de poblaciones. “Ámbito” (*range*) es la región *espaciotemporal* donde vive el linaje. La “zona adaptativa” (*adaptive zone*) incluye —según Simpson, que introdujo esta expresión— “no solo las condiciones físicas [...] del entorno geográfico del organismo, sino todos los alimentos, competidores y enemigos existentes, todas las formas de vida que afecten al organismo dado de cualquier manera, otros miembros del mismo grupo e incluso el organismo mismo considerado como un elemento de la situación total en que existe” (1944, p. 188); “una zona adaptativa representa una reacción característica y relación mutua entre el ambiente y el organismo, un modo de vivir y no un lugar donde se vive” (1953, pp. 201s). Pero Van Valen (1971, p. 421) restringe “zona adaptativa” a lo que para él es “su significado ambiental, esto es, una parte del espacio de recursos junto con la depredación y parasitismo relevantes”, y llama “modo de vida” (*way of life*) a la interacción, inclusive sus aspectos competitivos; pues hay que “excluir a estos del concepto de zona adaptativa, o no podremos siquiera contemplar la posibilidad de dos taxones que compitan dentro de la misma zona adaptativa”. Me parece que Coyne y Orr (2004, p. 458) pasan por alto esta rectificación semántica de Van Valen cuando objetan que, en virtud del CE^cE, tendríamos que considerar a la hormiga argentina *Linepithema humile* conespecífica con la *Pheidole megacephala* porque la competencia de aquella especie exótica fue desplazando a esta última en Bermuda (cf. Crowell 1968).

⁵¹ “A species is a single lineage of ancestral descendant populations of organisms which maintains its identity from other such lineages and which has its own evolutionary tendencies and historical fate” (Wiley 1978, p. 18).

⁵² La exigencia de que los conceptos científicos sean *operacionales* fue patrocinada para el caso de la física por P.W. Bridgman (1927), quien sostuvo que el significado de los conceptos de esta ciencia depende exclusivamente de las operaciones mediante las cuales se comprueba su aplicación; en particular, tratándose de cantidades, de las operaciones empleadas para medirlas. Es un lugar común entre los filósofos de la física que esta pretensión es insostenible. Sin embargo, al igual que otras ortodoxias de aparente temple empírico y antimetafísico, ha ejercido una atracción seductora sobre quienes practican las demás ciencias, reputadas más “laxas” o “blandas”, notablemente la psicología. Véase Chang (2009).

⁵³ El pasaje siguiente defiende elocuentemente esta posición: “La única base inequívoca directa para formar grupos que procrean entre ellos es observar organismos procreando en naturaleza. Si quisiéramos hacer la definición absurdamente rigurosa insistiríamos en que la muestra de una población que procrea contenga un número suficiente de hembras de la muestra local

de la población que se cruzan con un número de machos de la misma muestra suficiente para asegurar la conectividad reproductiva en la medida requerida. Todas estas uniones tendrían que producir progenie fértil. Como es obvio, es altamente improbable que se hagan tales observaciones. [...] Por eso controlamos las relaciones reproductivas solo entre organismos que tengan una probabilidad de procrear entre ellos y la única manera de reconocerlos es sobre una base fenética. Por tanto, salvo por el test reproductivo absurdamente extremo de cada organismo con cada uno de los demás —biológica y experimentalmente impracticable, y además destructivo de los taxones originales si fuese posible llevarlo a cabo— los tests reproductivos basados en muestras reflejan consideraciones fenéticas en la selección de los individuos sometidos a prueba. Más aún, [...] tendremos que emplear inferencia fenética para avanzar razonando desde los resultados de nuestro número limitado de cruces a la muestra mayor de la población, a la población local entera que vive hoy, y por último a la población local entera viva y difunta”. (Sokal y Crovello 1970, pp. 132-133).

⁵⁴ Simpson 1961, p. 69. Simpson agrega: “(Linné acertó plenamente cuando dijo que el género hace los caracteres y no viceversa, si bien no sabía qué es lo que hace al género)”.

⁵⁵ No es imposible que la lectura de Hennig haya inspirado el último pasaje citado de Simpson y los diagramas —aquí omitidos— que lo ilustran. Simpson (1961, p. 71, n.2) reconoce su deuda con Hennig, cuyo obra (1950) “ciertamente es uno de los libros más valiosos de taxonomía (definida como aquí) que se han publicado”. (Simpson 1961, p. 11 define la taxonomía como “*el estudio teórico de la clasificación, que incluye sus bases, principios, procedimiento y reglas*”). Simpson puntualiza que su enfoque es diferente y que ya había desarrollado la mayor parte de sus ideas básicas cuando atrasadamente leyó ese libro. “Nuestro acuerdo es, desde luego, solamente parcial, pero sustancial”. Cuarenta años después, Wiley y Mayden (2000, p. 70) sostendrán que el CEE “es idéntico al concepto de especies-como-linajes que es una parte central del desarrollo filosófico de la filogenética sistemática por Hennig (1966)”.

⁵⁶ Bastante más numeroso y más variado, desde luego, que el conjunto de los conceptos alternativos de gravedad surgidos al comprobarse que la Segunda Ley de Newton no es invariante bajo las transformaciones de Lorentz y por tanto no es una ley de la naturaleza.

⁵⁷ Hennig escribe aquí “*Stammesgeschichte, Phylogenese*”, empleando la palabra griega para explicar la alemana. Basándome en esto, digo “filogénesis” por *Stammesgeschichte*, también en mi traducción del título del libro.

⁵⁸ Contra los críticos que acusaban a su filogenética sistemática de razonar circularmente, Hennig (1966, p. 21) dice que esta usa “un método conocido y empleado en todas las ciencias, que en las humanidades se llama ‘método de iluminación recíproca’”, en virtud del cual “la yuxtaposición de las partes con el todo brinda la posibilidad de avanzar, en una sucesión de actos mentales, hacia puntos de vista sucesivamente más altos”. Para ilustrarlo, cita el ejemplo de un etnólogo que trata de entender la vida en una aldea de Melanesia, no a través de una visión mística de la cultura como un todo, sino estudiando sucesiva e hilvanadamente sus diversos aspectos —arte, organización social, economía, religión—, que, por iluminación mutua, manifiestan el todo.

⁵⁹ Del griego *σημα*, “signo, señal”, y *φορός*, “portador”. La transcripción castellana apropiada del griego *σημοφορός* (“portasignos”) es, por cierto, “semáforo”; pero esta voz ya se ocupa para designar las luces que regulan el tráfico. No me es del todo perspicua la formación del neologismo alemán *Semaphoront*, introducido por Hennig.

⁶⁰ Del griego *τόκος*, “parto, progenie”, y *γένεσις*, “nacimiento, devenir”. Hennig añade de este modo un tercer término a la clásica dicotomía de ontogenia y filogenia. Para entender su siste-

ma es imprescindible no confundir, como suele hacerse, la *tocogenia* o relación de descendencia entre padres e hijos, progenitores y progenie, con la *filogenia* propiamente tal, esto es, la relación entre poblaciones que se distinguen justamente cuando deja de ser posible la tocogenia entre sus respectivos organismos.

⁶¹ Una relación binaria $<$ determina un *orden lineal* en un conjunto C si y solo si, para cualesquiera elementos x, y, z pertenecientes a C , $x \not< x$, $x (< \text{es irreflexiva})$, $x \neq y$ implica $x < y$ o $y < x$ ($<$ es universal), $x \neq y$ e $y < x$ implica que $x \not< y$, $y (< \text{es antisimétrica})$ y $x < y$ e $y < z$ implica que $x < z$ ($<$ es transitiva). Un conjunto estructurado C es un *árbol* si C es un grafo en que cualquier par de vértices está conectado por un camino simple (una línea poligonal que no pasa dos veces por un mismo vértice); C es un *bosque* si C es un grafo en que cualquier par de vértices está conectado *a lo sumo* por un camino simple. (Véase **grafo** (b) en Mosterín y Torretti, 2002, p. 268). Aunque, desde el descubrimiento del código genético, presumimos que todos los animales y plantas descienden de un antepasado común, si este organismo fue, como es verosímil, asexuado, no habría pertenecido a una especie ancestral de todas las especies botánicas y zoológicas y, por tanto, el conjunto de todas estas, ordenado por las relaciones filogenéticas, sería un bosque, no un árbol.

⁶² Willmann (1985, p. 156) propone un ejemplo más extremo. La especie A consta de tres subespecies, geográficamente separadas, a_1 , a_2 y a_3 . Una rama desprendida de a_3 forma una comunidad reproductiva separada, esto es, una nueva especie C . Willmann destaca que las subespecies a_1 y a_2 “bajo estas circunstancias no ‘notan’ nada de esta división [‘merken’ sie von der Aufspaltung... nichts]”. A mi modo de ver, si C , como es usual, se forma en alopatria, tampoco a_3 habrá “notado” nada. Sea de ello lo que fuere, según Willmann, un “concepto consecuente de bioespecie” (*konsequentes Biospezies-Konzept*—1985, p. 47, p. 121) exige entender que, al tiempo de consumarse el aislamiento reproductivo de C respecto a su especie ancestral A , las tres subespecies de A se disuelven simultáneamente, generando dos nuevas especies, a saber, C , formada por una parte de los descendientes de a_3 , y B , formada por tres subespecies, b_1 , b_2 y b_3 , formadas por la descendencia imperturbada de a_1 , a_2 y el resto de a_3 , respectivamente. Willmann abraza ese concepto consecuente sin reservas; pero no me parece que haya encontrado muchos seguidores. Por lo demás, el propio Hennig (1975, p. 255) declaró que solo hay una disputa verbal entre quienes dicen con él que cada especie se extingue al ramificarse y quienes prefieren hablar con Mayr de “la persistencia de la ‘especie ancestral A ’ al lado de una ‘especie hija C ’”. Como nadie “conoce el acervo genético de una especie ancestral antes y después de ramificarse”, estas son “simplemente distintas descripciones del proceso y los resultados de la especiación”; si bien la adoptada por él es “metodológicamente mejor” (por las razones que explico en el próximo párrafo).

⁶³ “Monofilético” es un vocablo moderno con raíces griegas: $\mu\acute{o}\nu\omicron\varsigma$, “uno”, y $\phi\acute{\upsilon}\lambda\omicron\nu$, “raza, tribu, estirpe”. Mayr (1942, p. 280) lo adopta para significar “descendientes de un grupo singular de poblaciones que se cruzan (*interbreeding populations*), en otras palabras, descendientes de una especie singular”. Según Mayr, “toda categoría taxonómica, idealmente, debe ser monofilética” (1942, p. 276). Como veremos enseguida, Hennig no aplica el adjetivo a grupos de organismos, sino de especies, y solo a grupos que incluyen *toda la descendencia* de una especie ancestral. Hennig concuerda, por cierto, en que los taxones superiores de una sistemática filogenética deben ser monofiléticos en este sentido. Pero si el grupo incluye solo una parte de esa descendencia, Hennig lo llama *parafilético* (donde el prefijo griego $\pi\alpha\rho\alpha-$ es el mismo que figura en “paradoja”, “paramilitar” y “paranoia”) y no lo admite como taxón. En particular, es parafilética la tradicional clase *Reptilia*, pues no incluye a las aves, que comparten con los dinosaurios un ances-

tro común más próximo que el que estos tuvieron con los cocodrilos. Mayr (1976, pp. 446ss) protestó vigorosamente contra este uso de ‘monofilético’ en un sentido diferente del que, según él, el vocablo tuvo desde Haeckel. Le choca que los cladistas “combinen todos los descendientes putativos de una especie dada en un taxón “monofilético”, aunque sean tan diferentes como las aves y los cocodrilos” (Mayr 1982, p. 228); una queja pasmosa en boca del campeón del *population thinking* contra el “pensamiento tipológico”. En ánimo conciliador, Ashlock (1971, p. 65) propuso el término “holofilético” (del griego ὅλος, “entero, completo, total”) para designar lo que Hennig llama “monofilético”, y usar este último en la acepción de Mayr: “la holofilia y la parafilia pasan entonces a ser dos aspectos del concepto más general, monofilia” (*ibid.*). Pero esta propuesta no prosperó. Entre los cladistas americanos ha cobrado fuerza la práctica de aplicar el predicado *monofilético* a grupos de organismos, como la especie, en vez de restringirlo como Hennig a *grupos de especies*. Así lo hacen Eldredge y Cracraft (1980, p. 39, p. 88), Mishler y Theriot (2000a, p. 47; 2000c, p. 180). Una práctica sorprendente si se aplica a organismos sexuados, en cuyo caso la ramificación continua característica de la filogenia deja paso a la reticulación que resulta del cruzamiento (de Queiroz y Donoghue 1988, p. 325). Como quiera que sea, dado que los organismos se relacionan entre sí no *filogénica* sino *tocogénicamente*, sería más apropiado hablar de grupos *monotoquéuticos* —del griego μόνος, “uno” y τοκεύς, “progenitor”. Este término, claro está, haría saltar a la vista el gran inconveniente del concepto en cuestión, debido a que los eucariotes solemos tener dos progenitores. Donoghue lo ignora olímpicamente en los cladogramas que ha “intentado construir usando organismos como ‘taxones terminales’” (1985, p. 177). Esto se deja entender, con todo, a la luz de un texto de Mishler y Brandon, dos cladistas de la misma rama en que militaba Donoghue a la sazón. Para que “monofilético” sea aplicable a especies, lo redefinen así: “Un taxón monofilético es un grupo, originado en un evento único, que contiene todos los descendientes de un ancestro común y solo ellos”. Enseguida agregan: “Ancestro se refiere aquí no a una especie ancestral sino a un individuo singular (*a single individual*). Por ‘individuo’ no entendemos aquí necesariamente un solo organismo (*a single organism*), sino más bien un ente (menos inclusivo que el nivel de la especie) con localización espaciotemporal y cohesión o integración o ambas cosas [...]. En casos particulares, este individuo ancestral podría ser un organismo solo, un grupo de parentesco o una población local” (1987, p. 409).

⁶⁴ Cf. Hennig 1969, p. 17: “Wir nennen solche Gruppen, von denen wir (wie von den Flohen) annehmen dürfen, daß sie alle bekannten Nachkommen einer einzigen Stammart umfassen, *monophyletische Gruppen*”.

⁶⁵ Esta interpretación del concepto de Hennig es compartida por Wiley (1981, p. 76), Willmann (1985, p. 188), de Queiroz y Donoghue (1988, p. 318), y otros biólogos. En su celebrado libro sobre la epistemología de la investigación filogenética, el filósofo Elliott Sober (1988, p. 16 y n. 18) la adopta por ser la más conveniente para abordar su tema. Mishler (2010, p. 114) la describe como definición “diacrónica” de *monofilia*, pero adjudica a Hennig la “sincrónica” preferida por él: “todos los descendientes de un ancestro común y solo ellos”. Esto concuerda con los textos de Hennig que cité en la nota 64, así como en la página 345 antes de la llamada respectiva a esta nota, pero no tiene en cuenta la aclaración que tomé de Hennig (1966, p. 71).

⁶⁶ Sigo la terminología francesa: *espèces jumelles* (Cuénot 1936, p. 270). Mayr (1942, p. 151) las llamó *sibling species*; el equivalente español sería *especies hermanas*, pero esta expresión también equivale a *sister species*, término inglés con que se designa a cualesquiera especies formadas por la división de una misma especie ancestral, aunque no sea difícil distinguirlas morfológicamente (cf. Coyne y Orr 2004, p. 437).

⁶⁷ No así, en cambio, el ala del murciélago y la del águila: mientras que en aquella los huesos dactilares, largos y bien separados, proveen el armazón del patagio o membrana que sostiene al animal en el aire, en las aves, los huesos correspondientes a toda nuestra mano se consolidan para brindar un apoyo reforzado al extremo del ala.

⁶⁸ Véase, por ejemplo, Fitch 1970, Bolker y Raff 1996, Abouheif et al. 1997, Hübner 2006.

⁶⁹ De la raíz griega μορφή, “forma”, combinada con los prefijos πλήσιος, “cercano”, y ἀπό, “alejado de”. El prefijo “sin-” (del griego συν, “con”), antepuesto a estos neologismos en los términos que enseguida introduzco, figura en numerosas palabras castellanas de origen griego, como “sintonía”, “simpatía”, “síntesis”.

⁷⁰ Mishler (2009, p. 62) expresa esto con vigor: “En las tres décadas siguientes a 1960 ocurre una revolución científica (en el sentido de Kuhn, esto es, un cambio en el paradigma conceptual subyacente) por obra de Willi Hennig y otros sistemáticos filogenéticos (*cladistas*). Este avance conectó finalmente la revolución darwiniana con la sistemática. El avance conceptual fundamental consistió en rechazar el uso de la semejanza global a favor de lo que Hennig llamó semejanza especial, distinguiendo entre semejanzas compartidas derivadas (*sinapomorfismos*) que son indicadores de ancestro compartido en algún nivel del árbol de la vida, y semejanzas primitivas compartidas (*simplesiomorfismos*), que no son indicadores de ancestro compartido. Los hennigianos reconocieron que el principio organizador fundamental de la clasificación biológica debe ser la filogenia: filiación (*descent*) con modificación puntuada ocasionalmente por la ramificación de linajes”.

⁷¹ Daré otro ejemplo más esotérico, pero quizás más instructivo, tomado de la literatura: el pico negro de las aves australianas *Poephila atropygalis* y *Poephila cincta* es un sinapomorfismo de estas dos especies; el lomo pardo y las franjas negras en los flancos son simplesiomorfismos que comparten con otras cuatro especies de *Poephila*, *atropygalis* y *cincta* se distinguen por las plumas superiores de cobertura de la cola, que son blancas en esta y negras en aquella (Cracraft 1983, pp. 180s). Para apreciar mejor el uso de sinapomorfismos en la sistemática filogenética es aconsejable dar una mirada, por ejemplo, a la monografía sobre los peces guatemaltecos de Rosen (1979, pp. 298-310), a los ejemplos que ofrece Cracraft (1989, pp. 37-46).

⁷² Ello no resta valor a los autapomorfismos como criterio diagnóstico de un taxón. Tras criticar duramente el CBE y el CEE y concluir que una especie solo “es una unidad de conveniencia taxonómica”, Rosen (1978, pp. 176s) sostuvo que “la unidad evolutivamente significativa” es la “población”, definida como “un grupo geográficamente constreñido de individuos con ciertos caracteres apomórficos únicos”, o sea, autapomorfismos.

⁷³ Esta historia fue relatada muy amenamente por Hull (1988).

⁷⁴ Rosen (1979, p. 277) se había pronunciado con énfasis en este mismo sentido: “El concepto ‘biológico de especie’ conducirá a inferencias en conflicto directo con las metas declaradas de la sistemática, a saber, reconstruir la historia genealógica de los linajes mediante un procedimiento para estimar una jerarquía de las relaciones”.

⁷⁵ Cracraft ha eliminado aquí el requisito de disyunción reproductiva respecto de otras especies, que todavía prescribían Eldredge y Cracraft (1980, p. 92) en una definición similar.

⁷⁶ Nótese que lo único o exclusivo es la *combinación* de caracteres, cada uno de los cuales puede ser compartido con otra especie. Cracraft advierte expresamente que la combinación diagnóstica tiene que incluir caracteres primitivos (simplesiomorfismos), so pena de que resulte imposible reconocer la respectiva especie ancestral. Es erróneo, por tanto, el rótulo “especie autapomórfica” bajo el cual Wilkins (2009, pp. 213-215) subsume el concepto de especie de Cra-

craft y otros afines (como el defendido por Wheeler y Platnick en Wheeler y Meier 2000). Cf. la nota 76.

⁷⁷ Por otra parte, sin esta exigencia, Cracraft incurriría en la objeción que Mishler y Donoghue (1982, p. 498) dirigieron a Rosen: mirando con suficiente atención, seguramente podríamos mediante apomorfismos distinguir cada organismo, o grupos muy pequeños de organismos; “¿por qué no asignar entonces a cada una de estas unidades un binomio linneano?”

⁷⁸ Wheeler (1999) ofrece una defensa brillante del CFE₁. En la misma línea se sitúa el trabajo de Wheeler y Platnick (2000) que mencioné antes.

⁷⁹ Mishler y Donoghue (1982, p. 498) proponen como ejemplo la familia de las orquídeas: no puede ser que, porque los horticultores han producido tantos híbridos plurigenéricos, se confundan casi todas las especies, con enorme rango de variación, que ahora se distinguen en ella (alrededor de 20.000).

⁸⁰ Como expliqué en la nota 63, Mishler y sus colaboradores aplican “monofilético” a grupos de organismos, y no como Hennig, solo a grupos de especies. El lector que prefiera una definición del CFE₂ por sus creadores, puede probar con esta: “Una especie es el taxón menos inclusivo reconocido en una clasificación, en el cual los organismos se agrupan porque hay evidencia de monofilia (usual, pero no exclusivamente, la presencia de sinapomorfismos), y al que se confiere el rango de especie porque es el más pequeño linaje ‘importante’ que se considera digno de reconocimiento formal — donde ‘importante’ se refiere a la acción de los procesos que dominan la producción y mantención de linajes en un caso particular” (Mishler y Brandon 1987, p. 406).

⁸¹ Descontando el ingrediente evolucionista, esta tradición remonta a Buffon, quien sostuvo que “en la naturaleza no existen realmente más que individuos, y los géneros, los órdenes y las clases no existen más que en nuestra imaginación” (1749ss, t. 1, p. 38; cf. t. 11, pp. 365-374; t. 14:10-11), dejando bien claro, con la notoria omisión de “especies”, que las concebía como individuos. En el mismo sentido se pronuncian los autores de la Nueva Síntesis, Mayr (1963, pp. 600-601) y Simpson (1961, pp. 188-191). Una defensa reciente de la singular realidad de las especies ofrece Claridge (2010).

⁸² Como advierten Bertrand *et al.* (2006, p. 153): “Los taxones asignados a los mismos rangos no constituyen una clase única de objetos: un taxón puede recibir el rango de género o de familia debido a relaciones filogenéticas, pero también debido a que los taxones vecinos han sido tradicionalmente asignados a ciertos rangos, o porque posee cierto conjunto de caracteres, o porque incluye cierto número de taxones subordinados, o porque hay vacíos morfológicos (o de otro tipo) que lo separan de otros taxones. Esto suscita pregunta: ¿cómo puede un género o una familia ser el equivalente de otro género u otra familia?”

⁸³ El *Phylocode* puede consultarse en el sitio web <http://www.ohio.edu/phylocode/>.

⁸⁴ *General metapopulation lineage concept of species* (de Queiroz 2005, p. 6602); en sus escritos anteriores (1998, 1999) usó la expresión *general lineage species concept*.

⁸⁵ “[Mi] propuesta tiene dos componentes. Primero, retiene el elemento común a todos los conceptos y definiciones actuales de especie adoptando el concepto general de las especies como linajes metapoblacionales que evolucionan separadamente. Segundo, elimina los conflictos entre conceptos rivales tratando a esta propiedad —la existencia como linaje metapoblacional que evoluciona separadamente— como la única propiedad necesaria de una especie” (de Queiroz 2005a, p. 6604). “Las especies se definen pues simplemente como (segmentos de) poblaciones que evolucionan separadamente” (de Queiroz 2005b, p. 1264). Si las especies fuesen

linajes completos y no meros *segmentos*, cada especie hoy viva abarcaría la población de procariontas de la que desciende su población actual.

⁸⁶ Cf. de Queiroz (1999, p. 75): “Las especies difieren de los taxones superiores en cuanto las especies son linajes (o más propiamente segmentos de linajes), mientras que los taxones superiores son clados (esto es, grupos de especies que comparten un ancestro común exclusivo)”.

⁸⁷ “Por ejemplo, la existencia de especies separadas comúnmente se infiere de la monofilia recíproca de los alelos en un determinado locus en conjuntos de poblaciones distribuidos alopátrida o parapátridamente (vgr. Moritz 1994; Avise y Wollenberg 1997). Sin embargo, si el locus se hereda por la vía materna, como en el caso del ADN mitocondrial, entonces una pauta de monofilia recíproca puede resultar también de la corta distancia de dispersión de las hembras, aun cuando los genes autosomáticos heredados por vía paterna se intercambien regularmente entre los mismos conjuntos de poblaciones (Irwin 2002). En otras palabras, de tales datos podría inferirse la existencia de dos o más especies aunque las poblaciones en cuestión formen un solo linaje metapoblacional” (de Queiroz 2007, p. 884).

⁸⁸ Inventar un “método” que asegure esa exención es un viejo sueño de filósofos y científicos, debido quizás a que la habilidad para articular elocuentemente conceptos que uno no sabe aplicar —en otras palabras, la falta de juicio (Kant 1787, p. 172n)—, que en la política y los negocios suele ser fatal, prospera comúnmente en la academia.

⁸⁹ Sobre este punto, de Queiroz (1998, p. 61; 1999, pp. 56-57) es más bien liberal. Contempla, con Hennig, la *bifurcación* en dos de una especie que se extingue con ello; pero admite con Foote (1996) la *blástesis* o desprendimiento de una especie desde otra que continúa existiendo (del griego βλάστησις, “acto o proceso de brotar”, voz utilizada por Aristóteles; de Queiroz dice “blastation”), y también la *especiación filética* o *por anagénesis* (cf. arriba, p. 343), aunque cuesta entender cómo un linaje que se transforma sin dividirse entraría con ello en una fase de evolución separada.

⁹⁰ No sin cierto pesar. Habría deseado referirme a la idea de especie *como proceso* propuesta recientemente por Olivier Rieppel (2009). Pero me pareció que como cierre calzaba mejor el CGEL. De todos modos, recomiendo el artículo citado.

⁹¹ En palabras de un notorio “eidoscéptico”: “Si la categoría *especie* no existe, entonces ¿cómo debemos tratar el término ‘especie’? ¿debe eliminarse del discurso de la ciencia actual y relegarse a la historia de la ciencia? Quizás en un mundo de agentes puramente racionales sería esa la decisión apropiada. Podríamos, por ejemplo, desambiguar el lenguaje de la biología reemplazando ‘especie’ con términos que distinguan los diversos taxones que llamamos ‘especies’. Grant (1981, p. 36) sugiere llamar ‘bioespecies’ a las especies cuyos miembros procrean entre ellos. Podríamos agregar el término ‘filoespecie’ para la especie filogenética. Considerada en abstracto, esta sugerencia es atrayente, pero hay cuestiones prácticas que vale la pena tener en cuenta. El término *especie* está bien arraigado en la biología contemporánea y en la vida diaria, y eliminarlo podría causar más problemas que simplemente retenerlo” (Ereshefsky 1999, p. 294).

⁹² κατ’ εἶδη ... διατέμνουν κατ’ ἄρθρα ἢ πέφυκεν—*Fedro*, 265e2.

REFERENCIAS

- Abouheif, E. et al., 1997. Homology and developmental genes. *Trends in genetics*, 13 (11), pp. 432-433.
- Agassiz, L., 1860. Professor Agassiz on the Origin of Species. *American Journal of Science and Arts*, 30, pp. 142-154.
- Ashlock, P.D., 1971. Monophyly and Associated Terms, *Systematic Zoology*, 20, pp. 63-69.
- Avise, J.C. and Wollenberg, K., 1997. Phylogenetics and the Origin of Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94 (15), pp. 7748-7755.
- Barluenga, M., et al., 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439, pp. 719-723.
- Barton, N. H. and Hewitt, G.M., 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, pp. 113-148.
- Bertrand, Y., Pleijel, F. and Rouse, G.W., 2006. Taxonomic surrogacy in biodiversity assessments, and the meaning of Linnaean ranks. *Systematics and Biodiversity*, 4 (02), pp. 149-159.
- Bigelow, R. S., 1965. Hybrid Zones and Reproductive Isolation. *Evolution*, 19, pp.449-458.
- Blair, W.F., 1955. Mating Call and Stage of Speciation in the *Microhyala olivacea*-*M. carolinensis* Complex. *Evolution*, 9, pp. 469-480.
- Bolker, J.A. and Raff, R.A., 1996. Developmental genetics and traditional homology. *BioEssays*, 18: (6), pp. 489-494.
- Bowler, P.J., 1983. *The eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Bremer, K. and Wanntorp, H.-E., (1979). Geographic Populations or Biological Species in Phylogeny Reconstruction?. *Systematic Zoology*. 28: pp. 220-224.
- Bridgman, P.W., 1927. *The Logic of Modern Physics*. New York: Macmillan.
- Brown, W.L. Jr. and Wilson, E.O., 1956. Character Displacement. *Systematic Zoology*. 5, pp.49-64.
- Buffon, Georges-Louis Leclerc, Comte de, 1749ss.. *Histoire naturelle, générale et particulière*. Paris: Imprimerie Royale.
- Burger, W., 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon*. 24, pp.45-50.
- Butlin, R.K., 1987a. Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology & Evolution*. 2, pp.8-13.
- Butlin, R.K., 1987b. Species, Speciation, and Reinforcement. *American Naturalist*, 130, pp.461-464.
- Butlin, R.K., 1989. Reinforcement of premating isolation. En D. Otte y J. A. Endler, eds., *Speciation and its consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, pp.158-179.
- Cantino, P.D. and de Queiroz, K. (2007). *International Code of Phylogenetic Nomenclature*. <<http://www.ohio.edu/phylocode/PhyloCode4c.pdf>>. [Accessed: 12 January 2010]
- Cantor, G., 1932. Gesammelte Abhandlungen mathematischen und philosophischen Inhalts. Mit erläuternden Anmerkungen sowie mit Ergänzungen aus dem Briefwechsel Cantor-Dedekind. *Herausgegeben von E. Zermelo*. Berlin: Springer.
- Carey, S., 2009. *The Origin of Concepts*. Oxford: Oxford University Press.
- Carson, H.L., 1957. The species as a field for gene recombination. En E. Mayr, *The Species Problem*. Washington, DC: American Association for the Advancement of Science, pp.23-38.
- Chang, H., 2009. *Operationalism*. Available through: Stanford Encyclopedia of Philosophy. <<http://plato.stanford.edu/entries/operationalism>>
- Claridge, M.F., (2010). Species are real biological entities. En F. J. Ayala y R. Arp, eds., *Contemporary Debates in the Philosophy of Biology*. Chichester, West Sussex: Wiley-Blackwell. Pp.91-109.
- Cohan, F.M., 1994. The Effects of Rare but Promiscuous Genetic Exchange on Evolutionary Divergence in Prokaryotes. *The American Naturalist*, 143, pp.965-986.
- Cohan, F.M., 2001. Bacterial Species and Speciation. *Systematic Biology*. 50, pp.513-524.
- Coleman, K.A. and Wiley, E.O., 2001. On Species Individualism: A New Defense of the Species-as-Individuals Hypothesis. *Philosophy of Science*. 68, pp.498-517.
- Coyne, J.A. and Allen Orr, H., 1989. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution*. 43, pp.362-381.
- Coyne, J.A. and Allen Orr, H., 2004. *Speciation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

- Cracraft, J., 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, 1 pp.159-187.
- Cracraft, J., 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. En D. Otte y J. A. Endler, eds. 1989. *Speciation and its consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates. pp.28-59.
- Cracraft, J., 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy*. 2, pp.329-346.
- Crowe, T.M., 1987. Species As Individuals or Classes: An Iconoclassificationist's View. *Biology and Philosophy*. 2, pp.167.
- Crowell, K.L., 1968. Rates of Competitive Exclusion by the Argentine Ant in Bermuda. *Ecology*. 49, pp.551-555.
- Cuénot, L., 1936. *L'espèce*. Paris: G. Doin & Cie.
- Cuvier, G., 1796. Mémoire sur les espèces d'Eléphants tant vivantes que fossiles. *Magasin encyclopédique*. 2, pp.440-445.
- Cuvier, G., 1798. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Paris: Baudouin.
- Cuvier, G., 1812. *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes, ou l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. Paris: Deterville. 4 vols.
- Cuvier, G., 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Paris: Deterville. 3 vols.
- Darwin, C., 1851a. *A monograph on the fossil Lepadida, or pedunculated cirripedes of Great Britain*. London: Palaeontographical Society.
- Darwin, C., 1851b. A monograph of the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. *The Lepadida; or, pedunculated cirripedes*. Volume 1. London: The Ray Society.
- Darwin, C., 1854a. A monograph of the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. *The Balanida, (or sessile cirripedes); the Verrucida, etc. etc. etc.* Volume 2. London: The Ray Society.
- Darwin, C., 1854b. *A monograph on the fossil Balanida and Verrucida of Great Britain*. London: Palaeontographical Society.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Darwin, F. and Seward, A.C., eds., 1903. More letters of Charles Darwin. *A record of his work in a series of hitherto unpublished letters*. London: John Murray. 2 vols.
- Darwin, F., ed., 1887. *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. London: John Murray. 3 vols.
- Devitt, M., 2008. Resurrecting biological essentialism. *Philosophy of Science*. 75, pp.344-382.
- Dobzhansky, T., 1935. A Critique of the Species Concept in Biology. *Philosophy of Science*. 2, pp.344-355.
- Dobzhansky, T., 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T., 1940. Speciation as a Stage in Evolutionary Divergence. *American Naturalist*. 74, pp.312-321.
- Donoghue, M.J., 1985. A Critique of the Biological Species Concept and Recommendations for a Phylogenetic Alternative. *The Bryologist*. 88, pp.172-181.
- Dykhuizen, D.E. and Green, L., 1991. Recombination in Escherichia coli and the definition of biological species. *Journal of Bacteriology*, 173, pp.7257-7268.
- Eldredge, N. and Cracraft, J., 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process: Method and Theory in Comparative Biology*. New York: Columbia University Press.
- Eldredge, N., 1985. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. New York: Oxford University Press.
- Eldredge, N., y Salthe, S.N., 1984. Hierarchy and evolution. Dawkins, R. And Ridley, M., *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press. Vol. 1, pp.184-208.
- Ereshefsky, M., 1999. Species and the Linnaean hierarchy. En R. A. Wilson, ed. 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.285-305.
- Ereshefsky, M., 2007. Psychological categories as homologies: lessons from ethology. *Biology and Philosophy*. 22, pp.659-674.
- Farris, J.S., 1974. Formal Definitions of Paraphyly and Polyphyly. *Systematic Zoology*, 23, pp.548-554.
- Farris, J.S., 1982. *Simplicity and Informativeness in Systematics and Phylogeny*. *Systematic Zoology*. 31, pp.413-444.

- Farris, J.S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En N. I. Platnick y V. A. Funk, eds. 1983. *Advances in Cladistics*. New York: Columbia University Press. Volume 2, pp.7-36.
- Fitch, W.M., 1970. Distinguishing Homologous from Analogous Proteins. *Systematic Zoology*. 19, pp.99-113.
- Foote, M., 1996. On the Probability of Ancestors in the Fossil Record. *Paleobiology*. 22, pp.141-151.
- Gayon, J., 1996. The Individuality of the Species: A Darwinian Theory? – from Buffon to Ghiselin, and Back to Darwin. *Biology and Philosophy*. 11, pp.215-244.
- Ghiselin, M., 1966. On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Systematic Zoology*. 15, pp.207-215.
- Ghiselin, M., 1974. A Radical Solution to the Species Problem. *Systematic Zoology*. 23, pp.536-544.
- Ghiselin, M., 1984. Narrow approaches to phylogeny: A review of nine books of Cladism. En R. Dawkins y M. Ridley, eds. 1984. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press. Volume 1, pp.209-222.
- Ghiselin, M., 1987. Species Concepts, Individuality, and Objectivity. *Biology and Philosophy*. 2, pp.123-143.
- Ghiselin, M., 1997. *Metaphysics and the Origin of Species*. Albany, NY: State University of New York Press.
- Grant, V., 1981. *Plant Speciation*. 2nd edition. New York: Columbia University Press.
- Griffiths, G.C.D., 1974. On the Foundations of Biological Systematics. *Acta Biotheoretica*. 23, pp.85-131.
- Harper, A.A. and Lambert, D.M., 1983. The population genetics of reinforcing selection. *Genetica*. 62, pp.15-23.
- Hennig, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag.
- Hennig, W., 1965. Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*. 10, pp.97-116.
- Hennig, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Translated by D. D. Davis y R. Zangerl. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Hennig, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt a.M.: Waldemar Kramer.
- Hey, J., 2001. *Genes, Categories, and Species: The Evolutionary and Cognitive Causes of the Species Problem*. Oxford: Oxford University Press.
- Hoskin, C.J., et al., 2005. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature*. 437, pp.1353-1356.
- Hostert, E.E., 1997. Reinforcement, pp.A New Perspective on an Old Controversy. *Evolution*. 51, pp.697-702.
- Hübner, C., 2006. Hox genes, homology and axis formation: The application of morphological concepts to evolutionary developmental biology. *Theory in Biosciences*. 124, pp.371-396.
- Hull, D.L., 1976. Are Species Really Individuals?. *Systematic Zoology*. 25, pp.174-191.
- Hull, D.L., 1978. A Matter of Individuality. *Philosophy of Science*. 45, pp.335-360.
- Hull, D.L., 1987. Genealogical actors in ecological roles. *Biology and Philosophy*. 2, pp.168-183.
- Hull, D.L., 1988. *Science as Process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. Chicago: University of Chicago Press.
- Hull, D.L., 1999. On the plurality of species: Questioning the party line. En R. A. Wilson, ed. 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.23-48.
- Hutchinson, G.E., 1965. The niche: An abstractly inhabited hypervolume. En Hutchinson, G.E. *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. New Haven, CT: Yale University Press, pp.26-78.
- Huxley, J., 1943. *Evolution: The Modern Synthesis*. New York: Harper & Brothers.
- Huxley, J.S., 1958. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. *Uppsala Universitets Årsskrift*. 6, pp.21-38.
- Huxley, T.H., 1887. On the reception of The Origin of Species. En F. Darwin [ed.], *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. Ch. V. London: John Murray. Vol. 2, pp.179-204.
- Irwin, D.E., 2002. Phylogeographic Breaks without Geographic Barriers to Gene Flow. *Evolution*. 56, pp.2383-2394.
- Kant, I., 1787. *Kritik der reinen Vernunft*. Zweyte, bin und wieder verbesserte Auflage. Riga: Hartknoch.
- Keller, R.A. Boyd, R.N. and Wheeler, Q.D., 2003. The Illogical Basis of Phylogenetic Nomenclature. *Botanical Review*. 69, pp.93-110.
- Kimura, M., 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kitcher, P., 1984a. *The Nature of Mathematical Knowledge*. Oxford: Oxford University Press.

- Kitcher, P., 1984b. Species. *Philosophy of Science*. 51, pp.308-333.
- Kitcher, P., 1987. Ghostly Whispers: Mayr, Ghiselin, and the «Philosophers» on the Ontological Status of Species. *Biology and Philosophy*. 2, pp.184-192.
- Kitts, D. B. and Kitts, D.J., 1979. Biological Species as Natural Kinds. *Philosophy of Science*. 46, pp.613-622.
- Koopman, K.F., 1950. *Natural Selection for Reproductive Isolation Between Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis*. *Evolution*. 4, pp.135-148.
- Kornet, D.J., 1993. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology*. 164, pp.407-435.
- Lakoff, G., 1987. *Women, Fire, and Dangerous Things: What Categories Reveal about the Mind*. Chicago: University of Chicago Press.
- Lamarck, J.-B., 1802. *Recherches sur l'organisation des corps vivans et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu, amène nécessairement sa mort; précédé du discours d'ouverture du cours de zoologie, donné dans le Muséum national d'Histoire Naturelle*. Paris: Maillard.
- Lankester, E.R., 1870. On the use of the term Homology in modern Zoology, and the distinction between Homogenetic and Homoplastic agreements. *The Annals and Magazine of Natural History, Zoology, Botany, and Geology*. (4) 6, pp.34-43.
- Lewowicz, L., 2009. *Sobre una teoría de la referencia en y desde la filosofía de la ciencia: Philip Kitcher, sobre referencia y sentido*. Buenos Aires: C.C.C. Educando.
- von Linné, C., 1742. *Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium. Editio secunda aucta et emendata Lugduni Batavorum: Conradum Wischoff et Georg. Jac. Wischoff*.
- Loftus-Hills, J.J., 1975. The Evidence for Reproductive Character Displacement between the Toads *Bufo americanus* and *B. woodhousii fowleri*. *Evolution*. 29, pp.368-369.
- Love, A.C., 2007. Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences. *Biology and Philosophy*. 22, pp.691-708.
- Mallet, J., 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*. 10, pp.294-299.
- Mallet, J., 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution*. 20, pp.229-237.
- Mallet, J., 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*. 363, pp.2971-2986.
- Marshall, J.L. Arnold M.L. and Howard, D.J., 2002. Reinforcement: the road not taken. *Trends in Ecology & Evolution*. 17, pp.558-563.
- Masters, J., Lambert, D.M. and Paterson, H.E.H., 1984. Scientific prejudice, reproductive isolation, and apartheid. *Perspectives in Biology and Medicine*. 28, pp.107-116.
- Mayden, R.L., 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En M. F. Claridge, et al. [eds.], *Species: The Units of Biodiversity*. London: Chapman & Hall, pp.381-424.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Point of View of a Zoologist*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, E., 1946. The Naturalist in Leidy's Time and Today. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 98, pp.271-276.
- Mayr, E., 1949. The species concept: semantics versus semantic. *Evolution*. 3, pp.371-372.
- Mayr, E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E., 1976. Is the species a class or an individual?. *Systematic Zoology*. 25, pp.192.
- Mayr, E., 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E., 1987. The Ontological Status of Species: Scientific Progress and Philosophical Terminology. *Biology and Philosophy*. 2, pp.147-166.
- Mayr, E., 1988. *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

- Mayr, E., 2000. The biological species concept. En Q.D. Wheeler y R. Meier, eds., *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press, pp.17-29.
- McCune, A.R. and Lovejoy, N.R., 1998. The relative rate of sympatric and allopatric speciation in fishes: Tests using DNA sequence divergence between sister species and among clades. En D. J. Howard y S. H. Berlocher [eds.], *Endless Forms: Species and Speciation*. New York: Oxford University Press, pp.172-185.
- Meglitsch, P. A., 1954. On the Nature of the Species. *Systematic Zoology*. 3, pp.49-65.
- Meier, R. and Willmann, R., 2000. The Hennigian species concept. En Q. D. Wheeler y R. Meier, eds. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press. pp.30-43.
- Miller, B.T. and Niemiller, M.L., 2008. Distribution and relative abundance of Tennessee cave salamanders (*Gyrinophilus palleucus* and *Gyrinophilus gulolineatus*) with an emphasis on Tennessee populations. *Herpetological Conservation and Biology*. 3, pp.1-20.
- Mishler, B.D., 1985. The Morphological, Developmental, and Phylogenetic Basis of Species Concepts in Bryophytes. *Bryologist*. 88, pp.207-214.
- Mishler, B.D., 1990. Reproductive Biology and Species Distinctions in the Moss Genus *Tortula*, as Represented in Mexico. *Systematic Botany*. 15, pp.86-97.
- Mishler, B.D., 1999. Getting rid of species? En R. A. Wilson, ed. 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.307-315.
- Mishler, B.D., 2009. Three centuries of paradigm changes in biological classification: Is the end in sight? *Taxon*. 58, pp.61-67.
- Mishler, B.D., 2010. Species are not uniquely real biological entities. En F. J. Ayala y R. Arp, eds. 2010. *Contemporary Debates in the Philosophy of Biology*. Chichester, West Sussex: Wiley-Blackwell. pp.110-122.
- Mishler, B.D. and Brandon, R.N., 1987. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*. 2, pp.397-414.
- Mishler, B.D. and Donoghue, M.J., 1982. Species Concepts: A Case for Pluralism. *Systematic Zoology*. 31, pp.491-503.
- Mishler, B.D. and Theriot, E., 2000a. A critique from the Mishler and Theriot Phylogenetic Species Concept perspective: Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En Q. D. Wheeler y R. Meier, eds. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press. pp.119-132.
- Mishler, B.D. and Theriot, E.C., 2000b. The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En Q. D. Wheeler y R. Meier, ed. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press. pp.44-54.
- Mishler, B.D. and Theriot, E.C., 2000c. A defense of the Phylogenetic Species Concept (sensu Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En Q. D. Wheeler y R. Meier, eds. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press. pp.179-184.
- Moore, J.A., 1957. An embryologist's view of the species problem. En E. Mayr, ed., *The Species Problem*. Washington, DC: American Association for the Advancement of Science, pp.325-338.
- Mosterín, J. and Torretti, R., 2002. *Diccionario de lógica y filosofía de la ciencia*. Madrid: Alianza.
- Niemiller, M.L. Fitzpatrick, B.M. and Miller, B.T., 2008. Recent divergence with gene flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae: *Gyrinophilus*) inferred from gene genealogies. *Molecular Ecology*. 17, pp.2258-2275.
- Noor, M.A.F., 1999. Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity*. 83, p.503.
- Ornduff, R., 1969. Reproductive Biology in Relation to Systematics. *Taxon*. 18, pp.121-133.
- Owen, R., 1843. *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, delivered at the Royal College of Surgeons, in 1843. From notes taken by William White Cooper and revised by Professor Owen*. London: Longman, Brown, Green, and Longmans.
- Owen, R., 1848. *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. London: R. and J. E. Taylor.

- Paterson, H.E.H., 1976. The term 'isolating mechanisms' as a canalizer of evolutionary thought. En H. E. H. Paterson, 1993. *Evolution and the Recognition Concept of Species. Collected Writings*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. pp.1-10.
- Paterson, H.E.H., 1980. A comment on 'mate recognition systems'. *Evolution*. 34, pp.330-331.
- Paterson, H.E.H., 1982a. Perspective on speciation by reinforcement. *South African Journal of Science*. 78, pp.53-57.
- Paterson, H.E.H., 1982b. Darwin and the Origin of Species. *South African Journal of Science*. 78, pp.272-275.
- Paterson, H.E.H., 1985. The Recognition Concept of Species. En E. S. Vrba, Species and Speciation. Pretoria: Transvaal Museum. *Transvaal Museum Monograph* N° 4, pp.21-29.
- Paterson, H.E.H., 1993. Evolution and the Recognition Concept of Species. *Collected Writings*. Edited by S. F. McEvey. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Paterson, H.E.H. y Michael Macnamara, 1984. The Recognition Concept of Species (Michael Macnamara Interviews H.E.H. Paterson). *South African Journal of Science*. 80, pp.312-318.
- Pirie, N.W., 1952. Concepts out of Context: The Pied Pipers of Science. *British Journal for the Philosophy of Science*. 2, pp.269-280.
- Plate, L., 1914. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. En R. Hertwig y R. von Wettstein [eds.], *Abstammungslehre - Systematik - Paläontologie - Biogeographie*. Leipzig: B.G. Teubner, pp.92-164.
- Poulton, E.B., 1906. What is a species? En Poulton, 1906. *Essays on evolution 1889-1907*. Oxford: Clarendon Press. pp.46-94.
- Putnam, H., 1970. Is semantics possible?. Reproducido en H. Putnam, *Philosophical Papers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1975-83, 3 vols.; pp.139-152.
- Putnam, H., 1975. The meaning of 'meaning'. Reproducido en H. Putnam, *Philosophical Papers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1975-83, 3 vols.; vol. 2, pp.215-271.
- Putnam, H., 1980. Models and reality. Reproducido en H. Putnam, *Philosophical Papers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1975-83, 3 vols.; vol. 3, pp.1-25.
- de Queiroz, K., 1998. The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation: A conceptual unification and terminological recommendation. En D. J. Howard y S. H. Berlocher [eds.], *Endless Forms: Species and Speciation*. New York: Oxford University Press, pp.57-75.
- de Queiroz, K., 1999. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. En R. A. Wilson, 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.49-89.
- de Queiroz, K., 2005a. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102 pp.6600-6607.
- de Queiroz, K., 2005b. Different species problems and their resolution. *BioEssays*. 27, pp.1263-1269.
- de Queiroz, K., 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*. 56, pp.879-886.
- de Queiroz, K. and Donoghue, M., 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*. 4, pp.317-338.
- de Queiroz, K. and Donoghue, M.J., 1990a. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? *Cladistics*. 6, pp.61-75.
- de Queiroz, K. and Donoghue, M.J., 1990b. Phylogenetic systematics and species revisited. *Cladistics*. 6, pp.83-90.
- de Queiroz, K. and Gauthier, J., 1990. Phylogeny as a Central Principle in Taxonomy: Phylogenetic Definitions of Taxon Names. *Systematic Zoology*. 39, pp.307-322.
- de Queiroz, K. and Gauthier, J., 1992. Phylogenetic Taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23, pp.449-480.
- de Queiroz, K. and Gauthier, J., 1994. Towards a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology & Evolution*. 9, pp.27-31.
- Ramsey, J. Bradshaw, H.D. Jr. and Schemske, D.W., 2003. Components of Reproductive Isolation between the Monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution*. 57, pp.1520-1534.
- Ridley, M., 1989. The Cladistic Solution to the Species Problem. *Biology and Philosophy*. 4, pp.1-16.

- Rieppel, O., 2009. Species as a Process. *Acta Biotheoretica*. 57, pp.33-49.
- Rosen, D.E., 1978. Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography. *Systematic Zoology*. 27, pp.159-188.
- Rosen, D.E., 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geogrpghy. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 162, pp.267-375.
- Rosenberg, A., 1985. *The Structure of Biological Science*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenberg, A., 1987. Why Does the Nature of Species Matter? Comments on Ghiselin and Mayr. *Biology and Philosophy*. 2, pp.192-197.
- Schapp, W., 1953. In *Geschichten verstrickt: Zum Sein von Mensch und Ding*. Hamburg: Richard Meiner.
- Schliwien, U., et al., 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. *Molecular Ecology*. 10, pp.1471-1488.
- Servedio, M.R. and Noor, M.A.F., 2003. The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34, pp.339-364.
- Simpson, G.G., 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G. G., 1951. The Species Concept . *Evolution*. 5, pp.285-298.
- Simpson, G.G, 1953. *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G.G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press.
- Smadja, C. and Butlin, C.R., 2006. A new role for reinforcement. *Heredity*. 96, pp.422-423.
- Sober, E., 1988. *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. Cambridge MA: MIT Press.
- Sokal, R. R. and Crovello, T.J., 1970. The biological species concept: a critical evaluation. *American Naturalist*. 104, pp.127-153.
- Sokal, R.R. and Sneath, P.H.A., 1963. *The Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco, CA: W. H. Freeman.
- Spencer, H.G. McArdle, B.H. and Lambert, D.M., 1986. A Theoretical Investigation of Speciation by Reinforcement. *American Naturalist*. 128, pp.241-262.
- Spencer, H.G. Lambert D.M. and McArdle, B.H., 1987. Reinforcement, Species, and Speciation: A Reply to Butlin. *American Naturalist*. 130, pp.958-962.
- Stebbins, G. L., 1987. Species Concepts: Semantics and Actual Situations. *Biology and Philosophy*. 2, pp.198-203.
- Steno, N., 1669. *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*. Florentiæ: Ex Typographia sub signo Stellæ.
- Sterelny, K., 1999. Species as ecological mosaics. En R. A. Wilson, 1999. *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.119-138.
- Templeton, A.R., 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. En D. Otte y J. A. Endler, eds., *Speciation and its consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, pp.3-27.
- Templeton, Alan R., 1998. Species and Speciation: Geography, population, structure, ecology, and gene trees. En Howard D.J. and Berlocher, S.H., *Endless Forms: Species and Speciation*. New York: Oxford University Press, pp.32-43.
- Templeton, A.R., 2006. *Population genetics and microevolutionary theory*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Turesson, G., 1929. Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. *Hereditas*. 12, pp.321-334.
- Van Valen, L., 1971. Adaptive Zones and the Orders of Mammals. *Evolution*. 25, pp.420-428.
- Van Valen, L., 1976. Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*. 25, pp.233-239.
- Van Valen, L., 1988. Species, Sets, and the Derivative Nature of Philosophy. *Biology and Philosophy*. 3, pp.49-66.
- Vernon, K., 2001. A truly taxonomic revolution? Numerical taxonomy 1957-1970. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 32, pp.315-341.
- Vrba, E.S. and Jay Gould, S., 1986. The Hierarchical Expansion of Sorting and Selection: Sorting and Selection Cannot Be Equated. *Paleobiology*. 12, pp.217-228.
- Wagner, G.P., 1989. The Biological Homology Concept. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 20, pp.51-69.
- Wheeler, Q.D., 1999. Why the Phylogenetic Species Concept?—Elementary. *Journal of Nematology*. 31, pp.134-141.

- Wheeler, Q.D. and Meier, R., 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press.
- Wheeler, Q.D. and Platnick, N.I., 2000. The phylogenetic species concept (sensu Wheeler and Platnick). En Wheeler, Q.D. and Meier, R., eds. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press. pp.55-69.
- Wiley, E.O., 1981. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: John Wiley & Sons.
- Wiley, E.O. and Mayden, R.L., 2000. The evolutionary species concept. En Wheeler, Q.D. and Meier, R. [eds.], *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press, pp.70-89.
- Wiley, E.O., 1978. The Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Systematic Zoology*. 27, pp.17-26.
- Wiley, E.O., 1980. Is the Evolutionary Species Fiction? – A Consideration of Classes, Individuals and Historical Entities. *Systematic Zoology*. 29, pp.76-80.
- Wilkins, J.S., 2009. *Species: The History of an Idea*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Williams, G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Willmann, R., 1985. *Die Art in Raum und Zeit: Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie*. Berlin: Paul Parey.
- Woodger, J.H., 1952. From Biology to Mathematics. *British Journal for the Philosophy of Science*. 3, pp.1-21.
- Wynne-Edwards, V.C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd.

Roberto TORRETTI es Profesor emérito de filosofía de la Universidad de Puerto Rico en Río Piedras, Doctor honoris causa por la Universitat Autònoma de Barcelona, y miembro titular del Institut International de Philosophie y de la Académie Internationale de Philosophie des Sciences. Entre sus libros cabe mencionar a *Philosophy of Geometry from Riemann to Poincaré* (Dordrecht, 1978), *Relativity and Geometry* (Oxford, 1983), *Creative Understanding* (Chicago, 1990), *The Philosophy of Physics* (Cambridge, 1999), *Estudios filosóficos* (3 vols., Santiago de Chile, 2006-10) y, en colaboración con Jesús Mosterín, *Diccionario de lógica y filosofía de la ciencia* (2ª ed., Madrid, 2010).

Dirección: Luis Matte Larraín 657, Las Condes, Santiago, Chile 7600187. Correo electrónico: roberto.torretti@gmail.com