

# ALGUNAS REFLEXIONES SOBRE LA PROBLEMÁTICA DE LOS CONCEPTOS DE ESPECIE

José M.<sup>a</sup> GONZÁLEZ DONOSO

Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, 29071 Málaga.

## ABSTRACT

The standard concept of biological species represents collective and natural entities, objectively defined, and constituted by organisms that reproduce bisexually. The delimitation of species is founded on the naturalness of these entities and their existence in space at a moment of time. However, the biological definition of species is not always taxonomically useful. For organisms that reproduce asexually, boundaries drawn between species are arbitrary. The biological species concept remains valid when applied to all living organisms at a particular moment in time if certain modifications in definitions are made, even though the taxonomic difficulties persist and may, in part, become impossible of solution. When projected into the time dimension, however, inconsistencies and contradictions tend to invalidate the concept. Alternatively, it is possible to apply such concepts as similispecies, evolutionary species and chronospecies, but no one of these is entirely satisfactory, owing to such difficulties as heterogeneity in the delimitation of species, lack of stability in definition which lead to inflation in the number of forms described, and conflicts with the concept of the biological species.

**Keywords:** biological species, similispecies, evolutive chronospecies, taxonomy.

## RESUMEN

El concepto de especie biológica representa unas entidades naturales, colectivas y discretas, con límites objetivos, formadas por organismos con reproducción biparental; su definición expresa la naturaleza de tales entidades que existen en un lugar del espacio y un momento del tiempo. Pero los elementos contenidos en la definición de especie biológica no son, en general, utilizables para la práctica taxonómica. En el caso de los organismos con reproducción uniparental, los límites entre las especies son, por el contrario, intrínsecamente arbitrarios. El concepto de especie biológica sigue siendo válido cuando se aplica a todos los organismos vivientes en un momento del tiempo, si se realizan algunas modificaciones en su definición, aunque los problemas taxonómicos aumentan y, en parte, se vuelven insolubles. Pero cuando el concepto se extiende a la dimensión temporal aparecen una serie de incoherencias y contradicciones que lo invalidan. Alternativamente, se pueden utilizar los conceptos de similiespecie, especie evolutiva y cronoespecie, pero ninguno es del todo satisfactorio, adoleciendo de unos u otros de los siguientes problemas: heterogeneidad de las especies delimitadas de acuerdo con sus definiciones, inestabilidad de las especies al aumentar el número de especies descritas, choques frontales con el concepto de especie biológica y arbitrariedad de los límites.

**Palabras clave:** especie biológica, similiespecie, cronoespecie evolutiva, taxonomía.

## INTRODUCCIÓN

Decía el *père Ubu* que “si Polonia no hubiera no habría polacos”<sup>(1)</sup>. Las relaciones entre la categoría especie y los taxones especies no son comparables a las que existen entre los países y sus habitantes, pero cuando se reflexiona sobre la cantidad y variedad de conceptos de especie que han sido propuestos, sus innumerables matizaciones y las montañas de papel plagadas de discusiones bizantinas que han engendrado, cuando se advierte el inevitable divorcio entre los conceptos que tratan de expresar la esencia de unas entidades naturales y la práctica taxonómica, cuando se concluye que no existe concepto totalmente satisfactorio y válido en todos los contextos, dan ganas de resolver el problema como previsiblemente lo haría el *père Ubu*: eliminando el concepto de especie con los recursos de la patafísica. Pero, por desgracia, cortar el nudo gordiano no solucio-

na nada: las especies seguirían existiendo aunque no hubiera concepto de especie, y si no existieran en la naturaleza habría que crearlas para almacenar, recuperar y transmitir los conocimientos sobre los seres vivos. Al final no hay más remedio que unirse al coro de lamentaciones que tiene como tema la frase que encabezaba un artículo de Mayr (1985): “there is no other problem in biology that is refractory to solution as is the species problem”. Y si no fuese porque ya ha sido repetido más veces de lo que la discreción aconseja, uno se rendiría a la tentación de tomar prestado el título de Wood y denominar a lo que sigue “¿Qué es, si es que es algo, una especie?”.

Supongamos que las especies son grupos de organismos, naturales, discretos y diferenciables, tales que cada organismo actual o pretérito forma parte de uno y sólo de uno de ellos. Entonces, la definición de especie debería especificar las cualidades que permiten caracte-

(1) A. Jarry, *Ubu Roi*, final de la escena cuarta del quinto acto y fin de la obra. Si alguien me pregunta por qué comenzar con esta cita, ¿qué mejor que una del precursor de los teatros surrealista y del absurdo para encabezar un artículo sobre la especie?

rizar a cualquier especie, diferenciarla de otras e identificar a un organismo como miembro de la especie. Si en la naturaleza no existieran tales entidades, la definición del concepto de especie, necesario aunque artificial en tal caso, debería especificar también unos atributos que cumplan las mismas finalidades que los anteriores. La diferencia esencial entre una especie así concebida y una natural radicaría en que los límites de la artificial serían arbitrarios, independientemente de que, como parece obligado, coincidieran con cambios reales y apreciables en las características de los organismos.

Como más adelante veremos, todo induce a pensar que las especies existen, que no son artefactos creados por nuestra necesidad, si se considera un lugar del espacio en un momento del tiempo (concepto adimensional de especie de Mayr, 1963). Ahora bien, cuando se analiza la índole de tales entidades, se advierte que existen, como mínimo, dos tipos de especies, por lo que serán necesarios dos conceptos de especie, uno para los organismos con reproducción sexual biparental y otro para aquellos que sólo se reproducen uniparentalmente. Por otra parte, los atributos de los organismos que servirían, según el concepto pertinente al caso, para marcar los límites de la especie e identificar la especie a que pertenece el organismo, no son reconocibles directamente en la mayoría de los casos. Así, hay que recurrir a manifestaciones secundarias y a características derivadas de los atributos, manifestaciones y características que, por desgracia, no permiten en muchos casos establecer, de manera inequívoca, los límites de las especies y la especie a la que pertenece un determinado organismo. Expresado de otra manera, el que exista la posibilidad de definir adecuadamente la categoría especie no significa que se puedan reconocer los taxones especie en función de lo que indica la definición.

Cuando los conceptos de especie utilizables localmente y en un momento del tiempo se expanden espacialmente, surgen problemas conceptuales, solubles si se aceptan ciertas modificaciones y adiciones a los conceptos de especie local e instantánea y, por supuesto, los problemas taxonómicos crecen y, en parte, se vuelven irresolubles.

Pero la cualidad caracterizadora de la especie, en cuanto que grupo natural de organismos que se reproducen biparentalmente, deja de ser válida en la mayoría de los casos, incluso desde un punto de vista exclusivamente conceptual, cuando se introduce la dimensión temporal. Y cuando se valoran otras alternativas, se llega a la decepcionante conclusión de que no hay ningún criterio adecuado para separar, en todos los casos, unas especies con dimensión temporal y que cumplan las condiciones de ser entidades homogéneas, discretas, con límites naturales, no arbitrarios e independientes del descubrimiento de sus antecesoras o sus descendientes directas... porque no existen entidades que reúnan todas estas características.

En el texto que sigue utilizaré, con frecuencia, el término **conjunto**. Debo manifestar que emplearlo no significa, por mi parte, tomar posición ante el problema ontológico de la especie. Dicho de otra manera, no voy

a entrar en disquisiciones sobre si el organismo debe considerarse miembro o parte de la especie, o sobre si el taxón especie debe ser tenido por clase, individuo, agregado, conjunto o población<sup>(2)</sup>. También el lector echará en falta numerosos aspectos que podían haberse incluido en una discusión sobre la especie: la especiación, un análisis de los procedimientos empleables para establecer hipótesis sobre la clasificación de los organismos en especies o sobre la determinación de la especie en la que debe incluirse un organismo, y un largo etcétera. Soy consciente de ello pero, por razones —entre otras— de espacio, me ceñiré a lo que indica el título de esta nota.

Una última aclaración: no pretendo con este artículo, ni remotamente, resolver el problema de la especie, entre otras razones porque pienso que, actualmente, no tiene solución satisfactoria... y mucho me temo que nunca la tendrá. Quizás el lector saque la impresión de que mi objetivo es "hacerle salir como el negro del sermón: con los pies fríos y la cabeza caliente". Y quizás sea ése el resultado. Pero pienso que, en casos como éste, más vale dar una visión de los problemas que conllevan las distintas opciones que dogmatizar sobre una, pues más provecho sacará el lector de la reflexión sobre unos problemas que de la defensa a ultranza de lo que, en el fondo, no es más que una opinión.

## LOS CONCEPTOS DE ESPECIE EN UN ESCENARIO LOCAL Y EN UN MOMENTO DEL TIEMPO

### La similiespecie

Cualquiera que observe los seres vivos de una localidad, independientemente de la finalidad que persiga con ello, se percatará de la existencia de grupos de organismos parecidos entre sí, separados de otros grupos de organismos por discontinuidades morfológicas. En este contexto es especialmente significativo el caso citado por Mayr (1963) y corroborado por Diamond (1966): los miembros de una tribu papúa distinguen y nombran 136 clases de aves, coincidiendo casi totalmente con el naturalista que reconoce 137 especies en el mismo territorio. Y el caso, con toda su espectacularidad, no es único; otros estudios sobre correspondencias entre clasificaciones de pueblos indígenas y de naturalistas occidentales muestran resultados parecidos. En consecuencia, cuando interesa un grupo de organismos, en cualquier contexto cultural, se distinguen en él casi las mismas especies que diferencia el científico, mientras que el resto de los organismos son divididos en un número escaso de grupos, sin que parezcan existir normas universales para formar estos últimos. El occidental, si es ajeno a la ciencia y no tiene interés por el grupo de organismos, no es una excepción al respecto.

Dado que nada tienen que ver las finalidades y conceptos del científico occidental y del indígena de Nueva Guinea o de otras culturas primitivas, es difícil

(2) El interesado en el problema ontológico de la especie puede encontrar una amplia discusión en los números 2 (1987) y siguientes de la revista *Biology and Philosophy*.

justificar tales coincidencias, a no ser que se acepte que las especies de los primeros son grupos naturales, discretos y reconocibles, y no artefactos. El problema no es, por tanto, decidir si existen o no las especies en un lugar del espacio y el tiempo, sino dilucidar en qué consisten y qué es lo que determina la existencia de estos grupos que reconocen los miembros de culturas tan diferentes.

Pero otras cuestiones, tales como las relativas a la naturaleza, origen, relaciones no ecológicas y estabilidad de las especies, tienen respuestas muy diversas en las distintas culturas. Al estudioso del folklore se le presenta un amplio abanico de opiniones sobre la posibilidad de las transmutaciones de unas especies en otras, los cruzamientos de unas con otras, la generación espontánea de las especies y la forma y razón de que se perpetúen (piénsese que incluso hay pueblos primitivos que no asocian el acto sexual con la descendencia). Mas estas cuestiones, pese a su indudable interés antropológico, no tendrían que ser citadas aquí si no fuera por el hecho de que las opiniones populares de los griegos (y las de otros pueblos con los que éstos mantenían relaciones) nutrieron las doctrinas de los naturalistas de la Antigüedad, añadiéndoles elementos que, obviamente, no eran parte de las observaciones y experimentos que realizaron tales protocientíficos. Y el resultado final, una mezcla de ciencia biológica, especulaciones filosóficas, fantasía e informaciones deformadas o tan vagas que inservibles, tras adquirir el estatuto de verdad incuestionable y suficiente, fue repetido, con escasas adiciones, a lo largo de los tiempos medievales<sup>(3)</sup>.

La especie de los primeros naturalistas podría definirse (traduciendo a términos modernos) como **un conjunto discreto de organismos parecidos, que puede ser diferenciado, en función de similitudes y características comunes a sus miembros, de otros conjuntos con los que convive y de los que está separado por discontinuidades morfológicas.**

La especie, desde este punto de vista, es un grupo de organismos cuyos miembros son más parecidos entre sí (atendiendo a las características diferenciadoras de la especie en cuestión) que a los miembros de otros conjuntos simpáticos y un individuo pertenece a la especie que engloba a los organismos más semejantes a él. Evidentemente, las características a que atendían los antiguos naturalistas para diferenciar sus especies (las mismas que utilizan los pueblos indígenas en la actualidad) eran las morfológicas, pero también es obvio que se pueden utilizar otras características, tales como las cariotípicas, ecológicas, etológicas, bioquímicas, etc., o unir las a las morfológicas. A falta de una denominación adecuadamente comprensiva para este concepto de especie basado en las similitudes de sus miembros y en las diferencias con los de otras especies, me permitiré introducir el término **similiespecie** para designarla (**morfoespecie** o **especie morfológica** serían términos sinónimos en la mayoría de los casos, pero las similitudes pueden radicar en características no morfológicas).

Llegado este punto, es conveniente subrayar que el concepto de similiespecie, concepto que sobrevive hasta

nuestros días, con esta definición y con otras más sofisticadas, es independiente de la razón que se invoque para explicar las similitudes en el seno de la especie y las diferencias con otras especies (designio divino, esencia de una idea, consecuencia de la evolución) y de la postura que se adopte en cuanto a la estabilidad y duración de la especie. Incluso puede ser adoptado, a sabiendas de que puede producir agrupaciones artificiales, por razones de tipo práctico.

### La similiespecie reproductiva

La lenta transformación del modo de pensar filosófico-religioso medieval produjo, entre otras muchas cosas, el interés renacentista por el estudio empírico de la naturaleza. Así, se comenzó a abandonar la tradición recopiladora, casi huera de observaciones nuevas, plasmada en los herbarios y bestiarios de la Edad Media, y se trató de confirmar si los monstruos existen, si los cruzamientos entre miembros de especies muy distintas son posibles y sus quiméricos frutos viables, y si las teorías biológicas entreveradas de ideas filosóficas, herencia de la Antigüedad, se adaptan a la realidad observable, en lugar de dar por bueno todo lo anterior con la justificación del *magister dixit*. Los primeros naturalistas modernos tuvieron que comenzar la tarea de limpiar los tratados medievales de seres monstruosos e híbridos fantásticos, relegándolos a los reinos de la poesía y la metáfora.

Pero las especies que iban quedando, tras el cribado, no abarcaban todos los seres vivos que estaba poniendo de manifiesto la observación de la naturaleza europea y los que aportaba la exploración de las nuevas tierras y de las ya conocidas pero remotas. Era evidente que existían muchas más especies que las incluidas en los tratados de Aristóteles, Teofrasto, Plinio y Dioscórides y que había que describirlas y nombrarlas.

Y así surgió la necesidad de identificar el fundamento natural de la distinción de las especies, para utilizarlo como guía a la hora de diferenciar esos grupos, hasta entonces reconocidos de manera intuitiva, por sentido común. ¿Cómo poner de manifiesto cuáles son los caracteres específicos? Cesalpino en el siglo XVI, según Atran (1985), Ray en el siglo XVII, según Mayr (1963) contestan que los caracteres específicos son los que se perpetúan de generación en generación: los organismos de una especie no proceden de la semilla de otra y sólo se reproducen con los de su misma especie, engendrando organismos parecidos a ellos. La especie pasa a ser un ente colectivo, formado por seres emparentados, definible como (también traducido a términos modernos)

**un conjunto discreto de organismos parecidos y emparentados, con unas similitudes y características comunes a todos ellos, transmitidas de padres a hijos y que los diferencian de los organismos de otros conjuntos.**

Así, aunque la similitud siga en primer plano, a ella se han unido los lazos de parentesco como guía para desentrañarla; para referirme a este concepto utilizaré la denominación **similiespecie reproductiva**.

(3) Soy consciente de que las simplificaciones extremas, como ésta y otras contenidas en el resto del texto, no reflejan toda la realidad de los fenómenos históricos, pero está fuera del alcance de esta nota un análisis más serio y detallado.

Ahora bien, tanto éste como el anterior concepto de similiespecie se refieren únicamente, al “en qué consiste la especie”, no al “qué determina su existencia”, siendo compatibles con cualquier forma de explicar que existan las especies y las discontinuidades que las separan: las especies pueden diferenciarse gracias a la perpetuación de lo que inicialmente fue creado como distinto, a que participan de esencias distintas, a que son el fruto de la evolución divergente, etc.

En relación con lo anterior es conveniente subrayar que Mayr (1963, 1969, 1985) incluye bajo la denominación **especie tipológica** a los conceptos de especie admitidos desde Aristóteles hasta Linneo y sus seguidores (esto es, lo que estoy llamando similiespecie y similiespecie reproductiva) e indica que la especie tipológica se basa en el realismo de las ideas platónico. Pero, aunque esa fuera la explicación preferida por los primeros naturalistas para justificar las similitudes en el seno de la especie y las diferencias entre las especies, adherirse hoy en día a una definición de especie fundamentada en las similitudes no significa, necesariamente, admitir que las semejanzas entre los organismos de una misma especie provengan de que son sombras de la misma idea o que las diferencias entre los organismos de dos especies distintas se deban a que corresponden a esencias distintas. También uno puede:

a) creer que en la naturaleza existen grupos discretos de organismos similares e interpretar las semejanzas en el seno de los grupos y las diferencias entre los grupos sin recurrir al mito de la caverna o,

b) admitiendo que las especies existen en la naturaleza y que son lo que proclama el concepto de especie biológica —que después se analizará— concluir que, al ser un concepto cuya aplicación a la práctica taxonómica no es fácil ni universal, es mejor sustituir la especie biológica (entidad natural, en tal caso) por la similiespecie (aunque tal entidad sea artificial) o,

c) concluir que la especie no tiene existencia real, que en la naturaleza no hay grupos naturales y discretos de organismos (aproximándose así a las posturas nominalistas surgidas de la disputa medieval de los universales) y, reconociendo la necesidad de unos grupos artificiales, aceptar una definición morfológica de especie.

Y, aunque haciendo constar que ello quizás no sea lo deseable —pero puede ser lo cómodo o lo obligado por una práctica taxonómica tradicional y generalizada— uno puede concebir la similiespecie como una serie de organismos que se parecen a un tipo y tienen ciertas características presentes en él. El tipo habrá sido elegido o creado por el método o las razones que sean: podrá ser un organismo que ocupa una posición central en el campo de variación morfológica de la especie, o un tipo imaginario, diseñado a partir de los valores medios de los distintos caracteres observables en los organismos de la especie, o un arquetipo huxleyano, abstracto, que reúne las características diagnósticas de

la especie, o un organismo elegido por el descubridor —o creador, según se mire— de la especie, por parecerle representativo de la misma, etc. Pero no por ello es necesario pensar que el tipo es algo que se parece al oweniano arquetipo de una esencia. Y, por supuesto, también uno puede no aceptar los tipos individuales y basarse —si puede— en las similitudes con un hipodigma (Simpson, 1940, *fide* Tintant, 1952).

### La especie biológica

La idea de Cesalpino, aparte de suministrar la clave para identificar los caracteres interesantes en el quehacer taxonómico —clave, por desgracia, no utilizable en todos los casos y situaciones— determinó, a la larga (segundo cuarto de este siglo), la sustitución del anterior “en qué consiste la especie” (grupo de organismos similares) surgiendo el concepto de **especie reproductiva biparental**, lo que suele denominarse **especie biológica o bioespecie**<sup>(4)</sup>:

**conjunto de individuos que pueden cruzarse produciendo descendientes fecundos y que, en condiciones naturales, no suelen cruzarse con los de otros conjuntos simpátricos, debido a la existencia de unas barreras, si no totales, suficientes para conservar la identidad de los conjuntos, manteniéndolos diferenciados.**

Por tanto, un individuo forma parte del conjunto que engloba a los organismos con los que puede cruzarse, no del conjunto que abarca a los organismos a los que más se parece (aunque ambas cosas suelen ser lo mismo). Este concepto, dejando aparte su obvia inaplicabilidad a los organismos que se reproducen uniparentalmente, es el más aceptado, hoy en día, por los neontólogos.

Conviene recalcar que el concepto de especie biológica local, según su enunciado anterior, es compatible con cualquier teoría evolutiva o creacionista. Nada en la definición se opone a que las especies hubieran sido creadas como grupos que mantendrían su integridad gracias a los mecanismos de aislamiento reproductivo. Pero si el concepto se introduce en el contexto de la evolución ramificada, aparece un aspecto a destacar: la reproducción entre los organismos de la especie es posible porque no la impiden los cambios evolutivos diferenciales (si han tenido lugar) de la herencia común a todos ellos, y el aislamiento reproductivo entre los miembros de especies distintas se debe a tales cambios evolutivos diferenciales. Así, las similitudes de los organismos de una especie, o de especies próximas, se deben (ino todas, por supuesto!) a su herencia común no alterada.

Ambos conceptos, especie biológica local y similiespecie, producen una clasificación semejante en muchos casos: las poblaciones suelen estar formadas por organismos más parecidos entre sí que a los miembros de otras poblaciones simpátricas, y las especies simpátricas suelen estar separadas por discontinuidades morfológi-

(4) El adjetivo biológico se refiere a todo lo que sea relativo o perteneciente a la biología; es abusivo, por tanto, utilizar el término biológico para designar este concepto de especie, puesto que también podía aplicarse a los otros que se tratan en esta nota; gamoespecie (especie con cruzamiento) podría ser una designación adecuada para él... pero los usos y costumbres son difíciles de cambiar y cabe reflexionar, en casos como éste, si vale la pena intentarlo en defensa de un purismo innecesario.

cas, ecológicas, etc. Dadas las dificultades que entraña reconocer directamente al elemento que caracteriza a la especie biológica local, la fertilidad de sus miembros, la semejanza morfológica (y las de otro tipo en algunos casos) pasa a ser el criterio utilizado en la práctica (y, por supuesto, el único utilizable en los fósiles y en los ejemplares conservados en museos y laboratorios) para realizar hipótesis sobre la posibilidad del cruzamiento fecundo.

Sin embargo, ambos conceptos también entran en conflicto numerosas veces. Si se aplica el concepto de similiespecie a rajatabla, sea intencionadamente, sea porque no se pueden poner en práctica las ideas de Cesalpino y Ray, puede ocurrir que los machos y hembras de una misma especie biológica, cuando existe dimorfismo sexual, sean considerados especies distintas. De igual modo, si existe polimorfismo de cualquier otro tipo, los morfos existentes en una población también podrían incluirse en especies distintas por formar parte de grupos discretos, aunque sus miembros puedan cruzarse entre sí. Además, para complicar las cosas, las diferencias aparentes entre dos morfos de una población pueden ser mayores que las que existen entre uno de tales morfos y otra especie (por, ejemplo, en los polimorfismos miméticos). Análogamente, aplicando de manera estricta el concepto de especie morfológica, se podría considerar que los diferentes estados ontogenéticos de un organismo pertenecen a especies distintas (por ejemplo, la mariposa a una especie y la oruga a otra). Y, en general, podrían considerarse especies distintas los grupos diferenciables que resulten de cualquier otro tipo de polifenismo discontinuo que exista en una población (piénsese en los insectos sociales), aunque tal proceder no sea razonable, puesto que el pertenecer a uno u otro grupo sería algo impuesto medioambientalmente y no intrínseco al organismo.

Por el contrario, las poblaciones de dos especies sosias<sup>(5)</sup> pueden ser indistinguibles morfológicamente, aunque sus miembros, pese a vivir en simpatria, no se crucen. Y las cosas no mejoran cuando se recurre a otros criterios: poblaciones muy similares génicamente pueden estar reproductivamente aisladas y ser muy diferentes morfológicamente, mientras que organismos cariotípicamente muy distintos pueden ser morfológicamente parecidos y no estar reproductivamente aislados. Las diferencias génicas, cariotípicas, morfológicas, fisiológicas, ecológicas y etológicas no guardan unas relaciones constantes entre sí y con el aislamiento reproductivo.

Dejando aparte estas cuestiones, el concepto de especie biológica requiere algunas puntualizaciones y tiene sus problemas, incluso en la situación restringida que vengo tratando. En primer lugar, son bien conocidos los casos de miembros de dos conjuntos de organismos, normalmente considerados como especies distintas aunque próximas, que dan descendientes en

condiciones artificiales. Tales híbridos son relativamente frecuentes entre los vegetales (numerosas plantas ornamentales y comestibles) y más raros entre los animales (por ejemplo, los de félidos, los de camélidos y los de équidos). Pero estos casos no plantean problemas conceptuales: independientemente de la viabilidad y fertilidad de los híbridos así producidos, el hecho de que sean el resultado de un proceso artificial permite excluirlos de la discusión del concepto de la especie como grupo natural de organismos.

Sin embargo, los híbridos también aparecen en circunstancias naturales (por ejemplo, los de lobos y coyotes); el fenómeno es relativamente raro en los grupos de animales bien estudiados y mucho más común en las plantas. Si, como es normal, los híbridos son organismos estériles, o menos fecundos, o con menor tasa de apareamiento y/o están peor adaptados que los de las especies parentales (aunque muchas veces ocurra precisamente lo contrario en cuanto a esto último) y/o presentan problemas fisiológicos... en resumen, si sus genotipos tienen menos eficacia biológica que los de sus progenitores, la existencia de tales híbridos no rompe la individualidad de las especies de que proceden sus parentales. El fenómeno, a lo sumo, producirá introgresión de genes en el patrimonio génico de una o de las dos especies, lo que, ciertamente, podrá influir en la evolución de la especie receptora, al aumentar su variabilidad génica, pero no romperá su individualidad (de aquí la inclusión, en la definición previa, del condicional "si no total, suficiente").

También hay casos en los que se documenta la existencia de organismos de características intermedias entre dos supuestas especies parapatricas, en una localidad en que ambas entran en contacto, pudiendo tales formas intermedias reproducirse entre sí y con los organismos de las supuestas especies parentales. Tampoco estas situaciones deben plantear ningún tipo de problema en lo que a la definición de especies se refiere: las supuestas especies no son tales, sino subespecies de una especie politípica y los supuestos híbridos, mestizos... Otra cuestión será la de enunciar las circunstancias en que pueden producirse tales situaciones (neoparapatría o neoparapatría de lo que previamente eran dos subespecies geográficas, distribución primariamente clinal, etc.) pero esto no afecta al problema que aquí nos ocupa.

### Problemas prácticos

Aparte de estos casos, conceptualmente sin problemas pero que en la práctica pueden causar quebraderos de cabeza, está la cuestión esencial en lo que a la aplicabilidad del concepto de especie biológica se refiere: el criterio del cruzamiento en condiciones naturales con descendencia biológicamente eficaz, única prueba

(5) El término *sibling species*, especies hermanas, no me parece adecuado: igual que dos hermanos pueden no parecerse, dos especies formadas a partir de una tercera pueden ser muy distintas morfológicamente; además, es innecesario presuponer que las especies indistinguibles tienen un parentesco inmediato (aunque la suposición sea razonable); por todo ello creo más adecuado hablar de especies sosias o de especies crípticas, y prefiero el primer término por una razón muy sencilla: dos especies claramente diferenciables desde un punto de vista morfológico pueden ser especies crípticas si se utilizan otros criterios. Por ejemplo, las diferencias génicas globales entre chimpancés y hombres son menores que las diferencias medias entre pares de especies sosias (King y Wilson, 1975).

verdadera de la coespecificidad, no es utilizable, en multitud de casos y por distintas razones, para la práctica taxonómica: fósiles, cadáveres o partes de organismos actuales conservados en museos y laboratorios, organismos con fecundación externa... Incluso en los casos en que, teóricamente, podría utilizarse tal criterio, su apreciación puede ser problemática. Baste pensar que la observación de galanteos, e incluso de la cópula, no garantiza la existencia de descendencia fecunda. Así, la práctica taxonómica se convierte en una inferencia a partir de las manifestaciones derivadas de, o correlacionadas con, la posibilidad de cruzamiento; por ejemplo, las morfologías intermedias entre dos morfologías diferentes se interpretan como el fruto de la existencia de cruzamientos entre individuos de ambas morfologías. De esta manera, la especie pasa a ser, en la práctica, un conjunto de organismos cuyas semejanzas se supone que se deben a que forman parte de una unidad de reproducción, en cuyo seno existe una constante recombinación génica y, en relación con ello, una cierta uniformidad morfológica. Tal uniformidad se debe a la eliminación de los genes que confieren a sus portadores una baja eficacia biológica, porque sus productos dan lugar a organismos peor adaptados o menos fecundos en las condiciones medioambientales reinantes y/o a causa de que no interaccionan bien con el resto del acervo génico de la población (genes malos mezclados, mal coadaptados, con baja eficacia epistática).

En consecuencia, aunque el concepto que dirige la actividad taxonómica es distinto, en la práctica suele seguirse haciendo lo que Linneo y sus seguidores hacían, cuando intentaban clasificar o identificar los organismos de una localidad; si la clasificación específica ha variado, es más por el aumento de la cantidad y calidad de la información que por otra cosa. Desde un punto de vista práctico se trata de dilucidar, a partir de la observación, cuáles son los caracteres transmisibles en el seno de la población. La inclusión de un organismo en una especie se basa en que presenta los caracteres de la especie y la delimitación de la especie se fundamenta en la existencia de discontinuidades morfológicas con otros grupos simpátricos, discontinuidades supuestamente correlacionadas con una ausencia de reproducción. Se practica, por tanto, el tipologismo, aunque divorciado del realismo de las ideas. Y esto en los casos en que se tiene una cierta base para pensar cuáles pueden ser los caracteres específicos; a veces no hay nada en qué fundamentar firmemente la hipótesis: pensemos en el caso de los fósiles o en el de los organismos que viven en medios en los que es difícil la observación directa. Todo queda, entonces, a merced de la capacidad del taxónomo para captar las discontinuidades morfológicas y de la influencia que sobre él tengan las conclusiones al respecto a que llegaron sus predecesores. O bien, en lugar de intentarse reconocer caracteres específicos, se trata de establecer una similitud total en la suposición de que su grado es índice de la potencialidad de reproducción, utilizándose así, en la práctica, los métodos de la taxonomía numérica, aunque informados por un concepto distinto del que querría su versión ortodoxa; tal proceder, por múltiples razones, no es demasiado practicado (tiempo que requiere, necesidad de técnicas numéricas y estadísticas, etc.). Al final, en la práctica, la

especie es un conjunto de organismos cuyas semejanzas en determinados caracteres, o sus similitudes globales, permiten suponer que son fecundos.

La especie que distingue el palentólogo entre los fósiles que extrae de un nivel no es, salvo que éstos provengan de un nivel de condensación, esencialmente distinta de la del neontólogo, aunque la cantidad de información de que dispone para realizar sus inferencias es mucho menor. Por ello, el riesgo de diferenciar, como especies, lo que en realidad serían morfos, ecofenotipos o estados ontogenéticos, es mucho más alto, al tiempo que la posibilidad de separar especies solas es nula.

En conclusión, aunque la especie sea, en un lugar de espacio y un momento del tiempo, una unidad natural y discreta, raramente es diferenciable con la certeza que sería deseable.

### La especie uniparental

Es evidente que el concepto de especie biológica, tal como expresado hasta ahora, no es aplicable a los organismos con reproducción uniparental; en ellos parece obligado considerar la especie como **un conjunto de organismos semejantes por tener genotipos idénticos o parecidos al de un organismo ancestral común de todos ellos.**

Utilizaré el término **especie uniparental** para referirme a tal tipo de especie. **Agamo-especie** (especie sin cruzamiento) puede utilizarse como sinónimo del anterior, pero **paraespecie** no me parece adecuado: el prefijo *para* puede indicar, entre otras varias cosas, parecido y también confusión, equivocación o anomalía (Quintana Cabanas, 1987); la especie uniparental es otro tipo de especie, no una anomalía o algo que se parece a la especie más debatida, la biparental.

Ahora bien, al no conocerse *a priori* el árbol genealógico del conjunto de organismos con reproducción uniparental que se estudia, habrá que basarse en las semejanzas de sus características para establecer una hipótesis sobre su parentesco, aunque nunca se tendrá la absoluta certeza de que las similitudes provienen de un antepasado común y no de unas modificaciones paralelas o convergentes. En la práctica, habrá que tratar de discriminar los aspectos hereditarios de los ecofenotípicos, tarea que no será fácil, ni siquiera en los organismos actuales accesibles a la observación directa, salvo en el caso de que tal observación se pueda realizar en condiciones experimentales. Y, en cualquier caso, el que un conjunto de organismos —que se supone tienen un ancestral común— formen una, dos o más especies, es una cuestión totalmente subjetiva: decidir que tales características, supuestamente determinadas por un cambio génico, son suficientes para considerar especie distinta a los organismos que las portan (Fig. 1). La constatación de que el grupo de organismos tiene su propio nicho ecológico puede ser un elemento de peso en la toma de la decisión. En resumen, reconocer una especie uniparental consiste en formular la hipótesis de que ciertas características comunes a una serie de organismos, aparte de hereditarias, son la herencia de un organismo ancestral común y decidir que tales características son suficientes para diferenciar una especie.

## LOS CONCEPTOS DE ESPECIE EN UN ESCENARIO GEOGRÁFICAMENTE EXTENSO Y EN UN MOMENTO DEL TIEMPO

### La especie biológica

Mejor o peor, el concepto de especie biológica puede aplicarse a los organismos que conviven en una localidad, pero es evidente que el término especie, a no ser que lo queramos sinónimo de población, debe designar entidades que puedan englobar a dos o más poblaciones no simpátricas.

Si una especie comprende varias poblaciones, es obvio que dos cualesquiera de ellas tienen que estar lo suficientemente separadas como para que los cruzamientos entre individuos de ambas sean menos frecuentes que los cruzamientos en el seno de una de ellas. Si no es así, no se puede hablar de dos poblaciones. Y, lógicamente, mientras mayores sean las distancias o más infranqueables sean los accidentes geográficos que separan a dos poblaciones, menor será la frecuencia de cruzamientos entre sus individuos, llegándose así a la situación de dos poblaciones cuyos miembros no se encuentran durante la etapa reproductiva y, por tanto, no se cruzan. Cuando tal circunstancia se produce caben dos alternativas extremas (Fig. 2A): que las poblaciones estén conectadas por otras geográficamente intermedias (pudiendo así existir entre ellas un flujo génico, aunque de hecho no se crucen) o que estén geográficamente aisladas. Parece evidente que el concepto de especie biológica, en su versión más simple, adimensional, no contempla estos casos, aunque la solución es bien sencilla: añadir al término cruzamiento los adjetivos real o potencial, con lo que se llega a definiciones más generales de la especie biológica, tales como la de Mayr (1963):

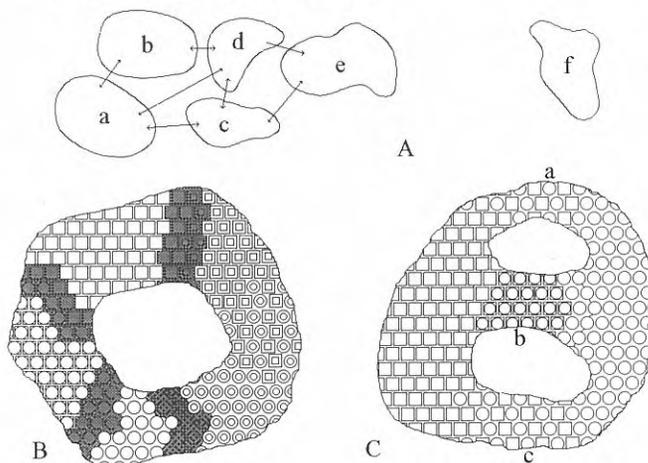
**una especie es un grupo de poblaciones naturales, cuyos individuos son real o potencialmente cruzables, aislado reproductivamente de otros grupos análogos.**

Bueno será adelantar que el término potencial, aunque en parte resuelve el problema del concepto, determina un divorcio entre éste y la práctica.

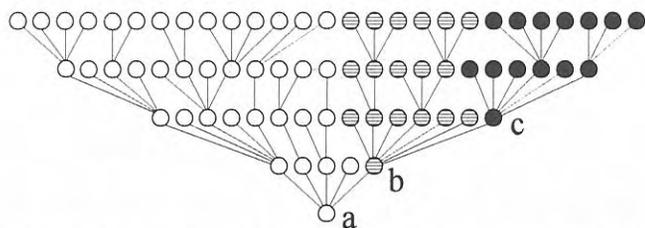
Otra definición, la de Patterson (1984), que concibe la especie como un conjunto de organismos que com-

parten un "sistema de fertilización común", no introduce nada que no esté implícito en la definición de Mayr. En efecto, si un macho de una población se cruza con una hembra de otra y dan descendientes fértiles es porque sus "sistemas de fertilización" son complementarios y las informaciones génicas contenidas en sus gametos son compatibles. Y si los miembros de dos poblaciones no se cruzan o producen descendientes con baja eficacia biológica, ello se debe, evidentemente, a que no se cumplen una o las dos condiciones citadas. Además, el campo de aplicación de esta definición es el mismo y plantea idénticos problemas.

Aparentemente, la definición de Mayr es conceptualmente irreprochable, en cuanto que permite la necesaria extensión del concepto adimensional a un contexto geográficamente extenso; introducir el término "potencial" permite considerar que los europeos medievales y sus coetáneos australianos pertenecían a la misma especie. Otra cosa será, por supuesto, su aplicabilidad a la práctica taxonómica. Pero, antes de llegar a este último aspecto, la definición en sí tiene problemas que se muestran cuando se analizan, desde su perspectiva, algunas situaciones reales.



**Figura 2.** Problemática de los cruzamientos entre los miembros de las poblaciones de una biospecie. **A.** Posibles relaciones entre poblaciones: los miembros de unas, como a y b, se cruzan; los de otras, como a y e, no se cruzan por estar muy separados, pero entre ellas hay flujo génico gracias a las cadenas de poblaciones geográficamente intermedias; así, una mutación que surja en a puede transmitirse a e, y viceversa; los miembros de otras, como f, ni se cruzan ni tienen flujo génico con los de las demás; en tal caso sólo se puede suponer la potencialidad del cruzamiento en función de las similitudes. **B.** Superposición circular. Los organismos representados por dobles cruces y dobles círculos no se cruzan, pero entre ellos existe un flujo génico potencial, pues los representados por dobles círculos se cruzan (en la zona con fondo oscuro) con los simbolizados por círculos, éstos con los representados con círculos y cuadrados, que a su vez se cruzan con los figurados por cuadrados y éstos, por último, con los representados por dobles cuadrados. **C.** Hibridación parcial o especiación incompleta. Los organismos simbolizados por cuadrados y círculos se cruzan en la región b (organismos representados por cuadrados y círculos superpuestos) pero están aislados reproductivamente en las regiones a y e.



**Figura 1.** El problema de la delimitación de la especie en los organismos con reproducción uniparental. El organismo a es el ancestral de todos los representados; uno de sus descendiente, b, presenta diferencias génicas que se plasman en diferencias morfológicas con a y sus descendientes con genotipo no alterado; en c, uno de los descendientes de b, ocurre otro tanto. En estas circunstancias, queda al arbitrio del observador considerar que hay una sola especie (abc), dos (a y bc o ab y c) o tres (a, b y c).

En primer lugar están aquellos casos de dos poblaciones cuyos miembros no se cruzan y que son los extremos de un anillo de poblaciones interfecundas (Fig. 2B). Las situaciones de esta clase, las superposiciones circulares, no son frecuentes, pero algunas están bien documentadas (véanse algunos ejemplos pertinentes en Mayr, 1963, capítulo 16) y plantean un serio problema conceptual. Si se considera que tales poblaciones, reproductivamente aisladas, pertenecen a dos especies distintas, consecuentemente con el concepto de especie biológica adimensional, ¿dónde situar el límite entre ambas? Si, arbitrariamente, tal límite se sitúa en un punto cualquiera del anillo, de manera que una población pertenezca a una especie y la limítrofe a la otra, dos poblaciones realmente interfecundas se adscriben a dos especies distintas, lo cual también, obviamente, contraviene el concepto de especie biológica. Pero también se vulnera el concepto si se opta por no separar especies en estos casos, puesto que en una especie se incluyen poblaciones que no son ni real ni potencialmente interfecundas. Parece evidente, por tanto, que estos casos requieren una modificación conceptual que permita decidir, de manera inequívoca, si sus protagonistas son miembros de una o de dos especies. La solución lógica — o, al menos, así me lo parece— consiste en sustituir la fecundidad real o potencial, cuando sea necesario, por la existencia de una cadena de poblaciones que unen a las poblaciones reproductivamente aisladas, con el consiguiente flujo génico (al menos teóricamente posible); de esta manera, la gaviota argéntea y la gaviota sombría pertenecerán a la misma especie, aunque no se crucen en la Europa septentrional.

En segundo lugar, a veces ocurre que dos grupos de organismos se comportan como especies distintas en algunas regiones del área en que se superponen, sin que se observen híbridos, mientras que en otras sus miembros se cruzan libremente y producen descendientes fértiles, incluso dándose el caso de que ciertas poblaciones están constituidas, exclusivamente, por individuos de características intermedias entre los dos grupos de organismos (Fig. 2C). Tales fenómenos, que no parecen frecuentes pero que tampoco son excepcionales (véase Mayr, 1963, Capítulo 6), desafían al concepto de especie biológica. Una posible solución para el problema conceptual (aunque no para el problema práctico correspondiente) proviene de la consideración de los distintos desarrollos que, al menos teóricamente, pueden seguir tales situaciones:

a) pérdida de los mecanismos de aislamiento en las regiones en que tales mecanismos existían, con el resultado de la formación de una sola unidad discreta, una única especie;

b) reforzamiento de los mecanismos de aislamiento hasta que resulten dos especies sin ningún tipo de cruzamiento entre sus miembros, independientemente de las introgresiones que se produzcan en una o en las dos especies antes de que lleguen a aislarse del todo;

c) independización de una tercera especie a partir de los híbridos, por aparición de mecanismos de aislamiento entre éstos y las especies progenitoras, independientemente también, como en el caso anterior, de introgresiones iniciales.

Entonces, la solución podría consistir en modificar el concepto de especie biológica de manera que abar-

que también los casos que puedan evolucionar según la primera de las tres posibilidades citadas. Evidentemente, al optar por tal fórmula se añade al concepto de especie un elemento que aumenta su extensión, incorporando ciertos casos dudosos y desechando otros, pero también es cierto que el elemento que se introduce en la definición no es utilizable en la práctica. El hecho es que el gorrión moruno y el gorrión común no se cruzan en España y en los Balcanes, aunque sí en Italia (Meise, 1936, *vide* Mayr, 1963), pero no hay forma de saber si en el transcurso del tiempo aparecerán dos especies, bien diferenciadas por doquier, o una sola especie, o tres.

Alternativamente, y con menos problemas en lo que a su posible aplicación práctica se refiere, se puede adoptar la solución utilizada para las superposiciones circulares. De esta manera, dos poblaciones pertenecerían a especies distintas si sus miembros no se cruzan (o si sus híbridos tienen baja o nula eficacia biológica) y no tienen flujo génico, real o potencial, determinado por cadenas de poblaciones con cuyos extremos se pueden cruzar. El gorrión común y el moruno serían así, actualmente, una misma especie aunque no se crucen en algunas partes, independientemente de lo que pueda pasar en el futuro.

Llegado este punto de la discusión, parece adecuado introducir un nuevo concepto, el de **mallado de poblaciones**, para dar cuenta de los fenómenos descritos en los últimos párrafos:

**una mallado de poblaciones es un conjunto de poblaciones simultáneas, con características tales que un miembro de cualquiera de ellas puede cruzarse con los miembros de parte, al menos, de las poblaciones contiguas, lo que determina la posibilidad de flujo génico, directo (cruzamientos reales) o indirecto entre dos poblaciones cualesquiera de la mallado, incluso en el caso de que tales poblaciones estén reproductivamente aisladas.**

La mallado de poblaciones se puede visualizar como una red (Fig. 3): los nudos corresponderían a las poblaciones y los hilos entre ellos representarían los cruzamientos entre miembros de las mismas; dos nudos de distinta forma pertenecen a la red, por distintos que sean, y puede no haber hilo entre dos nudos contiguos, pero para dividir una mallado en dos hay que romper todos los hilos entre dos series de nudos contiguos.

A partir del concepto de mallado de poblaciones es fácil pasar a una definición de especie biológica, en un escenario geográficamente extenso y un momento del tiempo, que espero no tenga los problemas de la definición de Mayr:

**una especie es un grupo de mallados de poblaciones y/o poblaciones aisladas (a veces una sola mallado o una sola población) potencialmente cruzables, estando el conjunto reproductivamente aislado, real y potencialmente, de otros grupos análogos.**

### Problemas prácticos

Independientemente de las críticas que se le puedan o quieran hacer, ¿es aplicable este concepto de especie biológica a la práctica taxonómica?

Si el concepto se aplica a un grupo de organismos actuales profusamente estudiado, con buen registro biogeográfico y abundantes observaciones sobre interme-

dios (mestizos) entre poblaciones contiguas diferenciales (morfológicamente o como sea), el reconocimiento de las mallas de poblaciones no debe presentar problemas, pero éstos surgen al considerar el cruzamiento potencial.

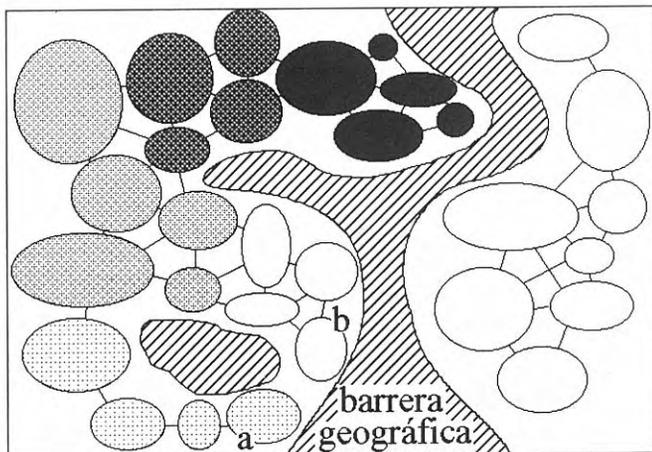
Sean dos poblaciones alopátricas, distanciadas por el espacio y/o por algún tipo de accidente geográfico, lo suficiente como para que sus organismos no se encuentren en ningún caso, y separadas por un área en la que no hay poblaciones con cuyos miembros puedan cruzarse. Si son muy parecidas, podemos suponer que pertenecen a la misma especie pero ¿quién nos garantiza que así sea? ¿y si fueren especies solistas? Si son claramente diferentes pensemos que forman parte de dos especies distintas, pero ¿no es acaso frecuente que los miembros de dos poblaciones parapátricas, bien diferenciadas morfológicamente, produzcan mestizos donde entran en contacto? Y no digamos de los morfos de una población polimorfa.

Comparando morfologías (sea directamente, sea utilizando los recursos de la morfometría), regiones del ecoespacio ocupadas, géneros de vida practicados, cariotipos, o genomas (sea a partir de estudios sobre diferencias de proteínas, sea a partir de secuenciamiento o hibridación de ADN) se pueden hacer hipótesis sobre si existe aislamiento reproductivo entre dos poblaciones alopátricas. Pero el problema radica en que tales hipótesis no pueden ser sometidas a prueba de manera ade-

cuada. Supongamos que se realiza la experiencia de tomar individuos de ambas poblaciones y observar si se cruzan. ¿Resuelve esto el problema? Sin lugar a dudas no, por lo menos en el caso de que produzcan descendientes fecundos, pues individuos de especies distintas, que no se cruzan en condiciones normales, a veces hibridan en condiciones artificiales y los descendientes se perpetúan sin ningún problema. La alternativa de introducir individuos de una población en el área de la otra, aparte de artificial también, sería bioéticamente inaceptable y las furias ecologistas estarían justificadas pues, entre otros, se correría el riesgo de hacer desaparecer, por competencia, a la especie receptora, si es la más débil de las dos.

Como resumen de lo hasta ahora expuesto, parece posible elaborar, para los organismos dotados de reproducción biparental, un concepto que agrupa, en función de unas peculiaridades comunes a todas ellas, a unas entidades naturales y discretas, las especies biológicas, informando de la esencia de las mismas y permitiendo decidir, caso de que se conozcan una serie de aspectos, si un conjunto de poblaciones forman o no una de tales especies. Sin embargo, es difícil en unos casos, e imposible en otros, poner de manifiesto los elementos que caracterizan a los organismos como integrantes de una población, a las poblaciones como parte de una malla y a las mallas como constituyentes de una especie. Al final, ante un caso concreto, normalmente hay que contentarse con emitir una hipótesis sobre estos aspectos, basada en semejanzas de características que son, al mismo tiempo, consecuencias y determinantes de los elementos caracterizadores de la especie, cruzamiento y flujo, pero que no son los elementos en cuestión y esto, evidentemente, deja una cierta inquietud e insatisfacción al taxónomo escrupuloso. El paleontólogo que quiera jugar al *enfant terrible*, o que quiera librarse de complejos, puede hacer algunas preguntas al colega neontólogo: ¿por qué estás tan seguro de que este ejemplar pertenece a tal especie?, ¿por qué esto es una subespecie alopátrica y no otra especie?, etc.

Para terminar con este repaso a la especie atemporal, no quiero que se deduzca, de lo hasta ahora expuesto, la falsa idea de que todos los neontólogos y paleontólogos aceptan y aplican o tratan de aplicar el concepto de especie biológica. En la línea de algunos científicos del siglo pasado, partidarios del poligenismo creacionista (por ejemplo, Agassiz), otros de éste, incluso en un contexto evolucionista, han considerado especies distintas a las razas humanas (Ruggle Gates y Leakey, citados ambos por Comas, 1966), pese a la evidente existencia de mestizos y a que, salvo en contados casos, ni siquiera existen discontinuidades en las características mensurables, sino sólo valores medios distintos. Otro ejemplo, para no dejar en solitario al anterior: en Cramp (1983) se distinguen, entre otras especies del género *Larus*, *L. argentatus* Pontoppidan y *L. fuscus* Linneo, cuyos miembros coexisten, sin cruzarse, en el N de Europa. Sin embargo se indica (*op. cit.*, p. 815) que *L. fuscus taymiensis* Buturlin ("for convenience" —sic— calificada de raza), ubicada en el Yeniseí y en la península de Taimir, es una población híbrida de *L. argentatus vegae* Palmén y *L. fuscus heuglini* Bree; además citan la hibridación de *L. argentatus omissus* Pleske y *L. fuscus heuglini* Bree en la base de la península de Kanin y en la



**Figura 3.** Mallas de poblaciones. Las poblaciones situadas a la izquierda de la figura forman una malla en la que se distinguen cinco tipos de poblaciones diferenciales por su morfología (malla politépica); los cruzamientos entre miembros de poblaciones distintas están representados por las líneas que las unen. Hay poblaciones cuyos organismos no se cruzan a causa de la distancia que las separa, o por la existencia de accidentes geográficos que impiden el desplazamiento, pero entre ellas existe (o puede existir) flujo génico. Los miembros de otras no se cruzan, aunque no existan impedimentos externos (a y b, extremo S de la malla), pero entre ellas hay flujo génico. A la derecha se observa otra malla de poblaciones (monotípica en este caso), separada de la anterior por un accidente geográfico (también podía ser que la distancia fuera suficientemente grande como para impedir los intercambios). Entre los organismos de ambas mallas sólo cabe suponer la potencialidad de cruzamiento.

literatura al respecto se citan otras hibridaciones no incidentales de las dos "especies". De acuerdo con cualquiera de las definiciones de especie biológica, la gaviota argéntea y la sombría serían miembros de una sola especie: un anillo circumpolar (con un colgante, *L. fuscus cachinnans* Pallas, al S) cuyos extremos se superponen sin que sus miembros se crucen. ¿La fuerza de la costumbre? ¿Una concepción desfasada de la especie? En el caso de las razas humanas, ¿razones no científicas?

### La especie uniparental

En cuanto a la cenicienta de la discusión, la especie uniparental, nada hay que añadirle al pasar al escenario geográficamente extenso: ¡qué más da si los organismos descendientes de un ancestral común permanecen próximos unos a otros o se dispersan!

## LOS CONCEPTOS DE ESPECIE EN EL TIEMPO

### La especie uniparental

Para comenzar este apartado donde finaliza el anterior y dejar la cuestión zanjada —es un decir— no parece necesario añadir nada a lo ya dicho respecto a la especie uniparental: al introducir la dimensión temporal una especie uniparental pasa a ser algo así como el taxón parafilético de los cladistas, sustituyendo especies por individuos; en el caso de una especie uniparental que se extinguiera sin descendientes, el símil sería un taxón monofilético.

### La especie biológica en el tiempo

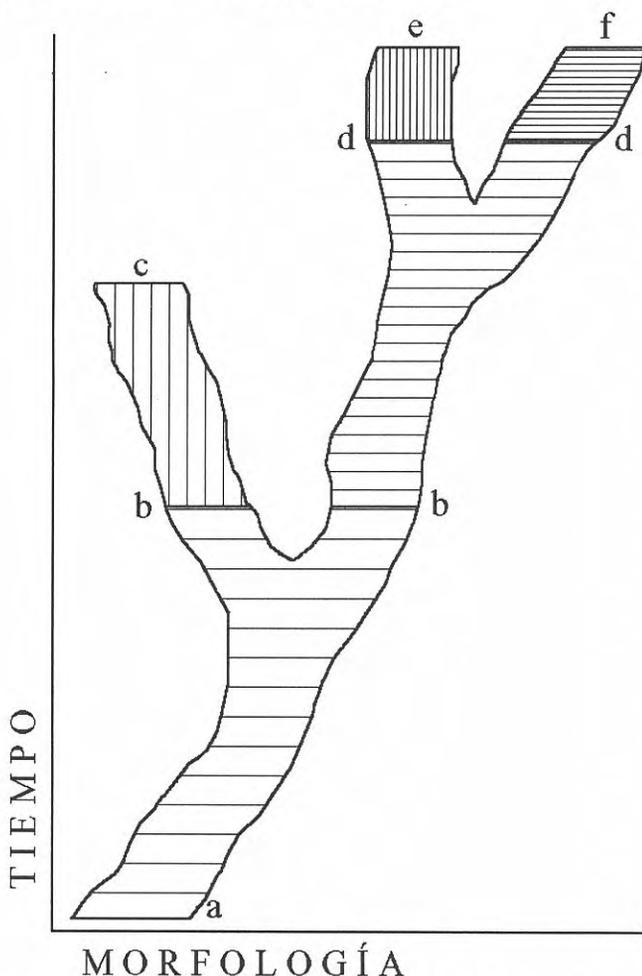
El término especie biológica, tal como definido hasta ahora, designa conjuntos de poblaciones en un instante del tiempo; una especie es un punto en la línea del tiempo y a ese punto preceden y siguen otros. Tratemos ahora de juzgar si el concepto de especie biológica sigue siendo válido cuando se incluye en la discusión la dimensión temporal. Al menos provisionalmente, y hasta decidir su vigencia, conviene introducir un nuevo término, **cronoespecie**, para designar una serie de biospecies sucesivas, ligadas por relaciones de ascendencia-descendencia directas, cuyos límites en el tiempo será necesario definir. Si el concepto de especie biológica sigue siendo adecuado tras ser extendido temporalmente, el término cronoespecie será superfluo y podrá ser eliminado. Por otra parte, como puente y con objeto de simplificar la discusión, voy a utilizar el término **linaje**, relativamente neutro en este contexto (Fig. 4): **un linaje es una serie de biospecies sucesivas, cada una descendiente de la anterior y ancestral de la posterior, comenzando la serie en el momento en que los descendientes de los organismos de una biospecie pasan a formar parte de dos biospecies (el resultado de un proceso de especiación multiplicativa o aditiva) o cuando los híbridos de dos especies, reproductivamente aislados de sus parentales, forman una población (especiación por hibridación) y terminando la serie en un episodio de división similar al citado en primer lugar, o con la muerte sin descendencia de todos los organismos que constituyen una biospecie.**

Un segundo término, útil en este contexto, es el de **línea evolutiva** (Fig. 4):

**en el seno de un clado, una línea evolutiva es una serie de linajes sucesivos ligados por relaciones de ascendencia-descendencia, que comienza en el primer linaje del clado y termina con la extinción de una especie o llega a la actualidad.**

Según esto, un clado contiene tantas líneas evolutivas como especies extintas más especies vivientes se contabilicen en él y cualquier linaje no terminal ni viviente formará parte de dos o más líneas evolutivas.

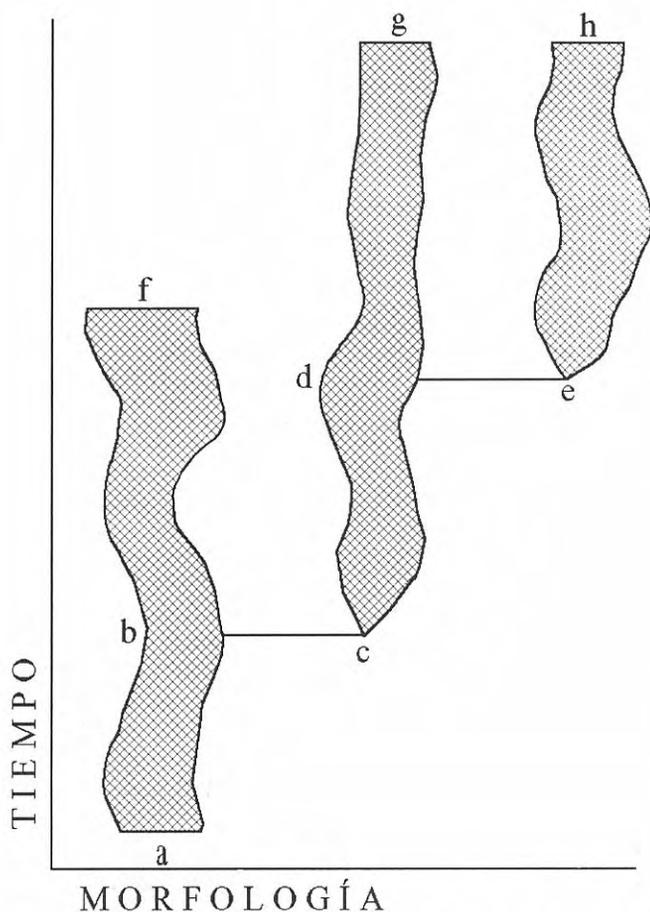
Supongamos que todos los fenómenos de especiación consistieran en saltos: aparición de poliploides (autopoliploides, cuyos padres pertenecen a una misma especie, o aloploiploides, híbridos de dos especies), o de monstruos prometedores *sensu* Goldschmidt (1940). En



**Figura 4.** Linajes y líneas evolutivas. Se figuran cinco linajes, **ab, bc, db, de y df**; **b y d** son los momentos en que finaliza la especiación multiplicativa (aparición del aislamiento reproductivo completo): antes de **b** hay una especie, después de **b**, dos. Las líneas evolutivas son tres: **ac, ae y af**. Morfología indica, en ésta y en el resto de las figuras, cualquier característica morfológica mensurable, o una combinación de tales características (vg. un componente principal), o una secuencia de estados de caracteres, o una estimación de las dimensiones de una parte o del total del organismo.

ambos casos el (los) organismo(s) fundador(es) de la nueva especie estaría(n) reproductivamente aislado(s) de los organismos de la(s) especie(s) a la que pertenecen sus progenitores.

Supongamos también que, tras su individualización, todos los linajes permanecen en estasis, como quiere la teoría de los equilibrios intermitentes de Eldredge y Gould (1972). Esto viene a ser tanto como decir, desde un punto de vista práctico, que las diferencias entre cualquier población inicial y otra del final del linaje no son mayores que las que separan las dos poblaciones contemporáneas más distintas incluidas en cualquiera de las sucesivas bioespecies que forman el linaje (Fig. 5). En estas circunstancias, el concepto de especie biológica se aplicaría sin problemas: los miembros de las bioespecies inicial y final de cada linaje, así como los de la final de cada linaje y la inicial del siguiente que no ha participado en el salto, serían poten-



**Figura 5.** Un caso en el que la extensión en el tiempo del concepto de bioespecie no plantearía problemas. Todos los linajes representados permanecen en estasis filética a lo largo de su historia; las poblaciones de las bioespecies inicial y final de cada uno de ellos no muestran diferencias mayores que las que existen entre las poblaciones más diferentes de una bioespecie, por lo que se puede postular el cruzamiento potencial entre sus organismos. Cada nuevo linaje que no es el resultado directo del salto no difiere del linaje ancestral (bf no difiere de ab y dg es semejante a cd), mientras que la primera bioespecie del linaje descendiente del salto está aislada reproductivamente del linaje parental (c de ab, e de cd).

cialmente cruzables (por supuesto que no hay máquinas del tiempo disponibles para comprobar la hipótesis, pero si las tuviéramos estaríamos en las mismas que en el caso de las poblaciones alopátricas contemporáneas). Además, cualquier cronoespecie, reproductivamente aislada de su progenitora, de sus hermanas y de sus descendientes, estaría formada por un linaje, o una serie de linajes sucesivos separados genealógicamente (que no morfológica ni reproductivamente) por los fenómenos de especiación saltacional que dan lugar a linajes derivados. En fin, es obvio que el término cronoespecie sería innecesario y podríamos eliminarlo sin ningún problema.

Pero las cosas no son tan sencillas. Por una parte, las especiaciones multiplicativas no sólo se producen por salto (un proceso probablemente no muy frecuente, al menos entre los animales). Además, hay especiaciones por gemación de un destacamento con pocos efectivos, que evoluciona de una manera presumiblemente rápida (revolución génica, especiación cuántica o peripátrida, Figs. 6A, 6B) y por división (alopátrida o no) del linaje en dos contingentes de gran tamaño que evolucionan independientemente y, previsiblemente, de manera más lenta (especiación convencional, Figs. 6C, 6D). Por otra parte, aunque hay casos en los que todo induce a pensar que el linaje permanece en estasis a lo largo de su existencia (Fig. 6A), hay otros en los que el cambio filético, casi continuo (Figs. 6B, 6C), o intermitente (Fig. 6D), es evidente y suficientemente importante como para suponer que las bioespecies iniciales y finales del linaje se habrían comportado como especies distintas si hubieran sido contemporáneas (especiación filética; por ejemplo, las bioespecies b y d en la Figs. 6B y 6C).

No es éste el momento de entrar en disquisiciones sobre la frecuencia de estos fenómenos (especiación por salto, por gemación, por división, estasis, cambio filético casi continuo, cambio filético intermitente) ya que esta nota se alargaría más de lo aconsejable. Además, puesto que hay motivos de sobra para pensar que todos han tenido lugar, ninguno debe ser excluido de la discusión, por raro que sea.

Analícemos, entonces, ambas cuestiones por separado. Si un linaje se divide en dos, a causa de la divergencia de dos partes que evolucionan separadamente, se podría considerar que cada uno de los tres linajes involucrados (Fig. 6C, ab, bc y bd) es una cronoespecie distinta. Si el fenómeno viene determinado por la gemación y evolución de una ínsula periférica, podría procederse como en el caso anterior o, quizás más lógicamente, incluyendo en una cronoespecie al linaje original y al derivado que no ha experimentado cambios durante la especiación y en otra al linaje formado por la revolución génica en la ínsula periférica (Fig. 6A, ac y bd). El problema es evidente: en ambos casos, la especie que inicia la cronoespecie derivada no está reproductivamente aislada de su antecesora inmediata; aplicando el concepto de especie biológica, extendido en el tiempo, ambas son la misma bioespecie. Incluso puede ocurrir, si los períodos reproductivos de generaciones sucesivas se superponen, que haya organismos que formen parte de dos cronoespecies sucesivas (Fig. 7). Así, aunque suene paradójico, el fenómeno de la especiación multiplicativa no supone, en este con-

texto, la aparición de una nueva bioespecie, aunque en lugar de una bioespecie haya, a partir del fenómeno, dos. Más aún, supongamos que se amplía el concepto de malla a la dimensión temporal, buscando soluciones parecidas a las utilizadas para los fenómenos de superposición circular y prescindiendo, por razones obvias, de la bidireccionalidad del flujo génico (todo flujo génico temporal no puede ser sino unidireccional, salvo en los relatos de ciencia-ficción). Se llegaría entonces a una conclusión absurda a todas luces: todos los organismos, actuales y pretéritos, que formen parte de un grupo monofilético en el que no hayan tenido lugar especiaciones por salto, pertenecen a la misma especie.

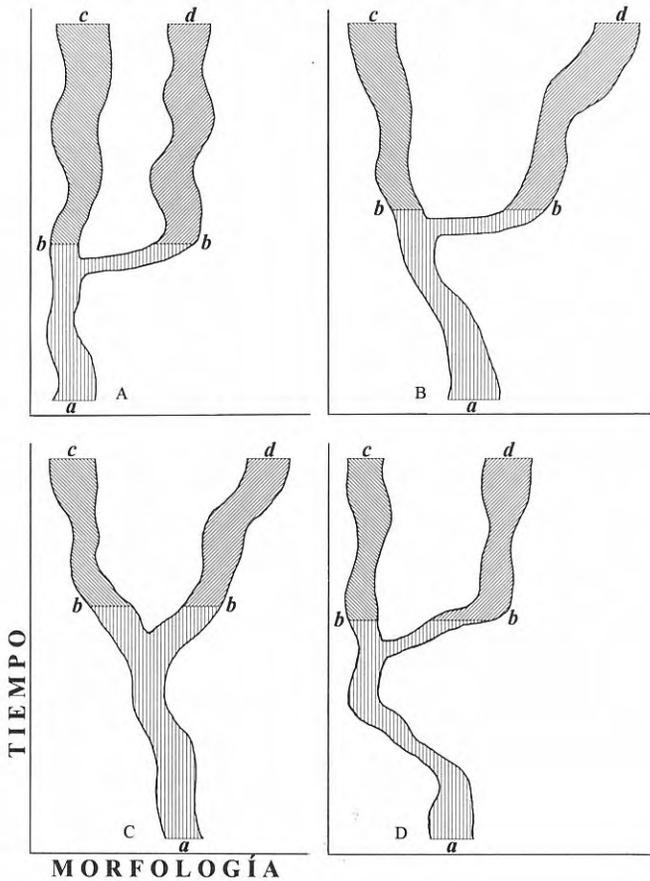
Pasemos entonces a la segunda cuestión: si es razonable pensar que dos bioespecies pertenecientes al mismo linaje están reproductivamente aisladas, dadas sus diferencias morfológicas (vg. b y d en la Fig. 6C), debe considerarse que pertenecen a cronoespecies distintas, por aplicación del concepto de especie biológica, ¿Dón-

de situar el límite entre ambas cronoespecies? Al ser el linaje un continuo de especies, la última bioespecie de una cronoespecie y la primera de la siguiente no estarían reproductivamente aisladas, póngase donde se ponga el límite entre ambas.

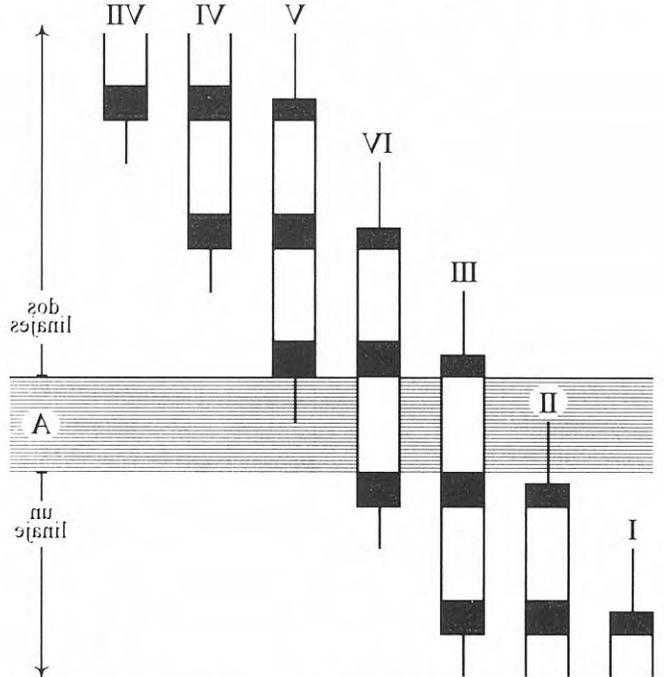
Es innecesario exponer otras incoherencias y auto-contradicciones que surgen al continuar el análisis, pues la conclusión de lo expuesto es obvia: el concepto de cronoespecie no puede basarse en la extensión temporal del concepto de especie biológica. Aferrarse a tal concepción conduciría a la necesidad de tomar una postura nominalista: sólo la especie biológica (el individuo) existe y cualquier conjunto de especies sucesivas es un artefacto. Podrá invocarse, si se quiere, el *deus ex machina* de la manifiesta imperfección del registro fósil: dado que, en general, no conoceremos otra cosa que segmentos aislados y diferenciados de los linajes, a causa de las deficiencias del registro fósil, la naturaleza sitúa los límites entre cronoespecies, evitándonos el problema de decidir dónde colocarlos. Pero esto, aparte de no ser cierto para todos los grupos de organismos, no resuelve el problema conceptual.

**La similiespecie reproductiva en el tiempo**

Ya que el concepto de especie biológica fracasa al extenderlo en el tiempo, se puede explorar el de simi-



**Figura 6.** Problemas que plantea la extensión en el tiempo del concepto de bioespecie. **A:** Linajes en estasis filética, especiación (b) por gemación seguida por revolución génica. **B:** Linajes con cambio filético a velocidad neta variable, especiación como en A. **C:** Linajes con cambio filético a velocidad neta variable, especiación por divergencia de dos contingentes escindidos. **D:** Linajes bc y bd en estasis filética (el segundo no al principio); linaje ab con cambio filético intermitente especiación como en C. La última bioespecie de ab no estaría aislada reproductivamente, en todos los casos, de las primeras bioespecies de bc y bd, aunque éstas sí lo estarían entre sí. Las primeras bioespecies de bd podrían estar aisladas reproductivamente de las últimas en B y C.



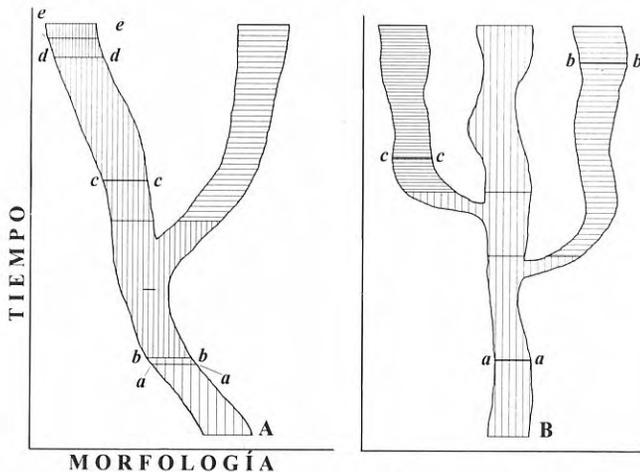
**Figura 7.** Problemas que plantea la extensión en el tiempo del concepto de bioespecie. Cada barra vertical representa el intervalo de tiempo durante el cual los miembros de una generación tienen madurez sexual; las zonas oscuras dentro de cada barra son los periodos en que se reproducen; las líneas verticales que prolongan las barras son los periodos preadultos y seniles. A partir del tiempo A, dos contingentes de la especie pasan a estar totalmente aislados reproductivamente y, por consiguiente, aparecen dos nuevos linajes. Los organismos de las generaciones III y IV pertenecerían a la cronoespecie ancestral y a una de las descendientes.

l'especie reproductiva, morfoespecie en este caso puesto que, al tratar con fósiles, casi no cabe otra información directa al respecto que la morfológica. Y el resultado de la exploración es decepcionante, pues los problemas de la especie biológica se repiten, uno por uno.

Sea un clado que se quiere dividir en cronoespecies; como punto de partida se puede tomar la primera especie descrita (un punto de partida arbitrario, como cualquier otro que se escoja, pero que parecerá razonable a los que aceptan las reglas de la nomenclatura biológica). Se podría considerar que pertenecen a la cronoespecie todas las especies de la línea evolutiva anteriores o posteriores a la especie de referencia y que tienen con ella una cierta similitud total, o unas determinadas características comunes. De esta manera, la cronoespecie sería un conjunto morfológicamente homogéneo de organismos, que podría abarcar menos de un linaje entero o extenderse a más de uno (Fig. 8A), salvo en los clados que evolucionan según el modelo del equilibrio intermitente, en los que la cronoespecie abarcaría uno o más linajes completos (Fig. 8B). El problema consistiría en que la primera especie de una cronoespecie y la última de la anterior no serían morfológicamente diferenciables, mientras que la primera y la última de una cronoespecie serían suficientemente distintas como para no incluirlas en la misma cronoespecie. Y, como en el apartado anterior, no merece la pena realizar un análisis más exhaustivo de la cuestión.

### La especie evolutiva

Alternativamente, se puede evaluar el concepto de especie evolutiva de Simpson (1961, *in* Mayr, 1985): **una especie evolutiva es un linaje (una secuencia ancestral-descendiente de poblaciones) que evoluciona separadamente de otros, con su papel evolutivo unitario y tendencias propias.**

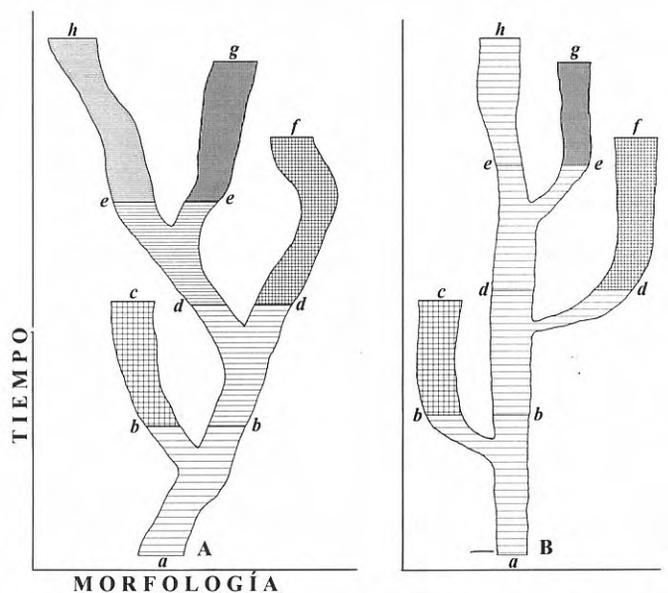


**Figura 8.** Extensión en el tiempo del concepto de similiespecie reproductiva y problemas que plantea. **A.** La cronoespecie *bd* abarca partes de dos linajes; si *c* es la primera especie descrita en el clado, la cronoespecie correspondiente se extendería desde la especie *b* hasta la *d*, pero *b* no sería distinguible de *a*, ni *d* de *e*, mientras que *b* y *d* serían tan distintas que no deberían reunirse en la misma cronoespecie. **B.** En este caso, la cronoespecie cuya especie tipo es la especie *a* abarca tres linajes, mientras que las correspondientes *b* y *c* comprenden uno sólo cada una.

O la modificación al mismo introducida por Wiley (1978, *in* 1981). Pero ambas definiciones son bastante vagas y la crítica de Mayr (1985) está totalmente justificada. Ahora bien, existe la posibilidad de redefinir el concepto de especie evolutiva para aportarle precisión y hacerlo compatible con el concepto de especie biológica, aunque respetando el espíritu de la definición de Simpson. Sea el caso de un linaje que se escinde en dos; el momento en que se individualizan los linajes derivados podrá tomarse como final de la especie evolutiva ancestral y comienzo de las dos descendientes. Es obvio que, en tal caso, la especie evolutiva sería equivalente al linaje (Fig. 9A). Pero parece lógico considerar aparte el caso de los clados que siguen el modelo del equilibrio intermitente, ya que en ellos, cuando tiene lugar una gemación o un salto, uno de los dos nuevos linajes no experimenta ninguna modificación respecto al linaje ancestral (no cambian el "papel evolutivo" ni las "tendencias propias"). En este caso, lo más lógico es agrupar en la misma especie a todos los linajes que se suceden sin experimentar cambios (Fig. 9B). En resumen, la especie evolutiva podría definirse, a partir del concepto de linaje, como **un linaje, o una línea evolutiva formada por dos o más linajes sucesivos, no distinguibles mediante las características de los organismos que forman parte de ellos, o un segmento de línea evolutiva formado por dos o más linajes sucesivos, tampoco distinguibles.**

¿Qué problemas pueden surgir a la hora de aplicar este concepto? Dos a mi parecer, y ambos relativos a linajes que no permanecen en estasis, sino que experimentan una evolución filética (o anagénesis, como queremos llamarla).

En primer lugar, si la evolución filética es importante, los miembros de las bioespecies iniciales y finales del linaje podrán ser suficientemente distintos como



**Figura 9.** Aplicación del concepto de especie evolutiva. **A.** Cada linaje (*ab*, *bc*, *bd*, *de*, *df*, *eh*, *eg*) es una especie evolutiva. **B.** *bc*, *df* y *eg* son especies evolutivas constituidas, cada una, por un linaje; la especie evolutiva *ah* comprende cuatro linajes: *ab*, *bd*, *de* y *eh*.

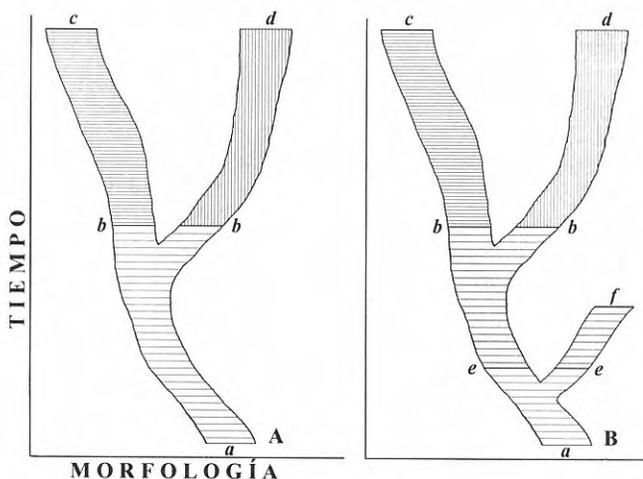
para que se pueda suponer que, si hubieran entrado en contacto, no se habrían cruzado (por ejemplo, e y h en la Fig. 9A). Obviamente, tal observación es irrelevante en este contexto, puesto que el aislamiento reproductivo no juega ningún papel conceptual, una vez individualizado el linaje. Pero el aislamiento reproductivo, inferido aunque indemostrable en este caso, no es otra cosa que la interpretación de unas diferencias (normalmente morfológicas) que se supone son el reflejo de unas diferencias génicas y que pueden estar correlacionadas (no necesariamente, por supuesto) con cambios ecológicos, etológicos, fisiológicos... En resumen, la especie evolutiva es, primariamente, una entidad genealógica que puede reunir en su seno elementos suficientemente dispares como para poder dejar de ser un instrumento útil a la hora de almacenar, recuperar y transmitir información (incluida, por supuesto la bioestratigráfica).

En segundo lugar, el descubrimiento de un nuevo linaje, que se supone derivado de otro que experimenta una evolución filética, determina no una sino dos nuevas especies evolutivas (Fig. 10): la correspondiente al nuevo linaje y la resultante de la división del antiguo linaje en dos (esta nueva especie evolutiva será el linaje ancestral o el derivado, dependiendo de la posición de la bioespecie tipo del antiguo linaje). Y, por si fuera poco, difícil será que averigüemos en qué punto del linaje antiguo habría que situar el límite entre las dos especies en que ahora se divide.

En resumen, el concepto de especie evolutiva también tiene inconvenientes (aunque menos que los de especie biológica y similiespecie reproductiva, cuando se expanden a la dimensión temporal), razón por la cual es conveniente explorar otras alternativas.

**La similiespecie utilizada en los foraminíferos planctónicos**

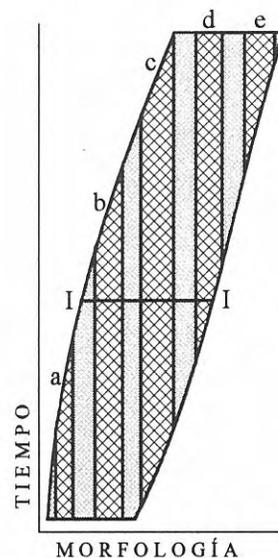
Casi cincuenta años de intensa labor investigadora sobre los foraminíferos planctónicos, desencadenada por



**Figura 10.** Uno de los problemas de la especie evolutiva. **A.** Un clado con tres linajes (ab, bc y bd) de evolución y relaciones profusamente estudiadas. **B.** El descubrimiento de f, una nueva bioespecie, determina la división de la especie evolutiva ab en dos especies evolutivas, ae y eb; además, la posición de e será incierta, salvo que se logre un conocimiento preciso de la individualización del linaje ef.

la utilidad bioestratigráfica de estos organismos, ha generado una lista con más de 2000 nombres específicos y subespecíficos. La inmensa mayoría de estos taxones han sido propuestos desde una perspectiva tipológica (y cuando hablo de tipológico no me refiero, como antes indiqué, a una concepción esencialista); tales especies (similiespecies morfológicas) fueron implícitamente definidas, y posteriormente vienen siendo utilizadas, como conjuntos de organismos con unas características comunes, presentes en un tipo designado por el autor, independientemente de que en la muestra de la que provienen el holotipo y los paratipos de la similiespecie se puedan observar, con frecuencia, todas las transiciones imaginables entre ésta y otras similiespecies (véase González Donoso y Linares, 1990, para una descripción de los tipos de formas intermedias y significado de las mismas en los foraminíferos planctónicos). Ciertamente, esto no es correcto desde el punto de vista de los que aceptan el concepto de especie biológica. En efecto, si en el seno de un conjunto de organismos contemporáneos, por heterogéneo que sea, se observan transiciones entre todos los tipos morfológicos identificables en él, debe considerarse que es una especie, al amparo de la presunción de que la continuidad morfológica es un reflejo de la ausencia de aislamiento reproductivo en el seno del conjunto.

Si los clados de foraminíferos planctónicos evolucionaran como quiere el modelo del equilibrio intermitente, la labor de los especialistas en foraminíferos planctónicos podría considerarse absurda. ¿Para qué separar, en un conjunto de bioespecies sucesivas que permanece inalterado a lo largo del tiempo, grupos morfológicos



**Figura 11.** Las similiespecies reconocidas en los foraminíferos planctónicos. Las barras a, b, c, d y e simbolizan las similiespecies, el punteado las formas intermedias. Dado que la representación se realiza en un espacio bidimensional, sólo parece haber formas intermedias entre las similiespecies cuyas apariciones son consecutivas, pero la realidad suele ser más compleja, cuando la distinción de las similiespecies se basa en varios caracteres que evolucionan independientemente. La bioespecie I incluiría las similiespecies b, c y d y formas intermedias entre ellas y con a.

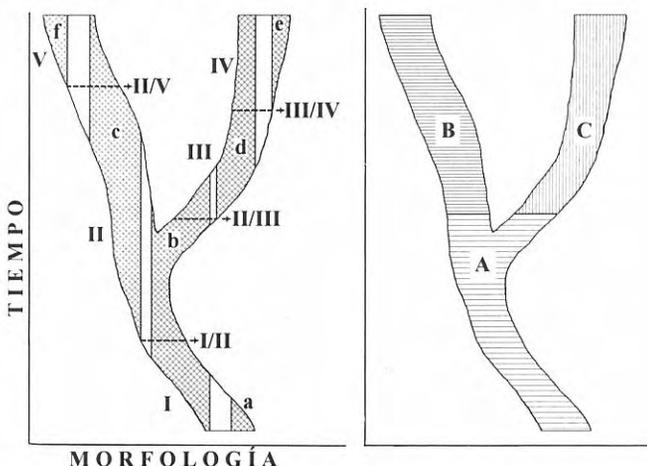
de organismos cual si fueran verdaderas especies? Pero resulta que, en general, no hay tal. Muchas de esas "especies", morfotipos para hablar con propiedad, tienen distinta distribución en el tiempo, y ésta es, precisamente, la razón que determina (por sus implicaciones bioestratigráficas) tratarlos, nomenclaturalmente, cual si fueran verdaderas especies (Fig. 11); ni que decir tiene que para un defensor, por los motivos que sean, de la similiespecie, son verdaderas especies. ¿Incorrecto desde el punto de vista generalizado en la biología actual? ¡Por supuesto!, pero las razones prácticas también tienen su fuerza y nadie es depositario de la verdad: si algo es incuestionable para alguien, tenga por seguro que otro habrá que diga que lo contrario es indudable.

En cuanto a otros grupos de organismos, bien representados en estado fósil, que hayan sido profusamente estudiados y cuyos linajes muestren episodios de evolución filética, no tengo la experiencia necesaria para pronunciarme al respecto, pero intuyo que, en más de un caso, la situación no debe ser muy distinta.

### La cronoespecie evolutiva

El concepto que sigue fue propuesto, sin denominación concreta por González Donoso y Linares (1981) y puede encontrar su campo de aplicación más evidente en el caso de grupos de organismos con buen registro y que han sido objeto de una intensa labor sistemática, como los foraminíferos planctónicos.

Sea un clado con buen registro fósil y bien estudiado, gracias a lo cual —y con las inevitables incertidumbres— cuenta con un árbol filogenético razonablemente bien establecido. Si se centra la atención en una línea evolutiva cualquiera, su estudio pondrá de manifiesto que, a lo largo del tiempo, se ha producido una sucesión de cambios en la morfología o en las dimensiones



**Figura 12.** Posibles maneras de dividir un clado en especies: en especies evolutivas (A, B y C), en similiespecies (a, b, c, d, e y f) y en cronoespecies evolutivas (I, II, III, IV y V) basadas en las apariciones de morfotipos; las zonas punteadas entre las similiespecies representan las formas intermedias entre ellas.

de sus organismos, independientemente de la ubicación de tales cambios: concentrados en los tiempos de especiación o distribuidos —continua o discontinuamente— a lo largo de la historia del linaje. Suponiendo que hay argumentos para pensar que los cambios corresponden a variaciones del acervo génico de las sucesivas bioespecies (es decir, que no son respuestas ecofenotípicas a los cambios medioambientales), la división en cronoespecies podría realizarse situando los límites en cambios morfológicos aparentemente significativos desde un punto de vista evolutivo y fácilmente detectables. La aparición o la desaparición de organismos con determinadas características (Fig. 12), o la aparición de cierto valor medio de un carácter cuantitativo (escogido de manera que coincida, por ejemplo, con un momento de máxima tasa de evolución del carácter) serían algunos de tales posibles límites. Así, una cronoespecie evolutiva puede definirse como

**un segmento de línea evolutiva comprendido entre dos eventos evolutivos plasmados en cambios morfológicos (y/o dimensionales) observables en los organismos de la línea evolutiva.**

Esta definición tiene una serie de implicaciones que conviene analizar y también comparar con lo que se deduce del concepto de especie evolutiva. En primer lugar, el elemento que marca el límite de la cronoespecie evolutiva es el cambio en sí del colectivo que evoluciona: las cronoespecies sucesivas se distinguen porque son conjuntos que en algo difieren morfológicamente (por ejemplo, porque algunos de los organismos de uno de ellos muestran estados de caracteres que están ausentes en todos los organismos del otro conjunto). Tales diferencias pueden reflejar la adaptación a unas condiciones que cambian, o la mejora de la adaptación o la especialización a unas condiciones estables, a no ser que se trate de cambios neutros desde un punto de vista selectivo. En el caso de la especie evolutiva, los límites de las sucesivas especies coinciden también con cambios morfológicos<sup>(6)</sup>, pero lo que decide el límite es una consecuencia —el aislamiento reproductivo— del fenómeno primario —el cambio evolutivo— en unas determinadas circunstancias —la divergencia de dos contingentes motivada por el cambio de uno o de los dos—. ¿Por qué ciertos cambios, los que producen aislamiento reproductivo, son más "importantes" que otros, los localizados a lo largo de la historia del linaje, cuya trascendencia en el porvenir de la línea evolutiva o del clado de él derivado puede ser igual o más grande? (es casi innecesario añadir que no me cuento entre los partidarios de la universalidad y exclusividad del modelo del equilibrio intermitente)... ¿Por qué el aumento del número de especies, independientemente de su trascendencia genealógica, va a ser lo único digno de tenerse en cuenta desde un punto de vista evolutivo?... Soy consciente de que al utilizar los términos "importancia", "trascendencia", "interés", me adentro en las arenas movedizas de la axiología, pero estoy convencido de que los cambios en la riqueza específica, y sin negarles importancia ni trascendencia, ni son el único aspecto

(6) No en la concepción cladista original (Henning, 1966, *in* Wiley, 1981) estrictamente genealógica: en ella cada especiación supone la aparición de dos nuevas especies evolutivas —esto es, linaje igual a especie evolutiva— incluso en los casos de especiación por gemación o salto.

que merece ser estudiado en la evolución, ni lo justifican todo. Cuanto menos igual de interesantes son las modificaciones de las estructuras con sus implicaciones ecológicas y funcionales, los cambios de la complejidad de los organismos o de los ecosistemas y tantos otros fenómenos evolutivos, que no son consecuencia sino causa —algunos— de las modificaciones de la riqueza específica. Y esto independientemente de que los cambios de la riqueza específica, y muy especialmente las disminuciones del número de especies que siguen a las crisis bióticas, puedan ser catalizadores de los fenómenos evolutivos citados.

En segundo lugar, el descubrimiento de una nueva bioespecie, perteneciente a un linaje desconocido, no afecta a las cronoespecies previamente identificadas (a diferencia de lo que ocurre con la especie evolutiva): no aumenta su número, ni cambia sus límites. Y si la nueva bioespecie se sitúa en un segmento desconocido de un linaje ya conocido, la inserción de la nueva cronoespecie sólo requerirá —en general— la redefinición del límite superior de su cronoespecie ancestral y/o del inferior de su derivada.

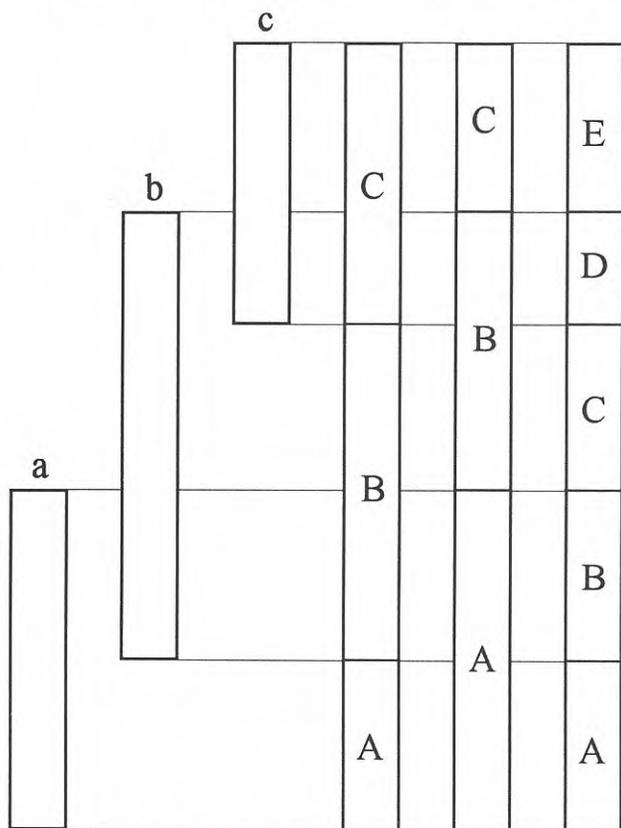
En tercer lugar, cada cronoespecie puede definirse de manera que sea un conjunto de organismos suficientemente homogéneos, desde un punto de vista morfológico, como para suponer que sus características ecológicas, etológicas y fisiológicas serían parecidas, cosa que no ocurriría en el caso de una especie evolutiva

correspondiente a un linaje con cambio filético importante.

En cuarto y último lugar, al ser los límites de la cronoespecie evolutiva independientes de los fenómenos de especiación multiplicativa (aunque puedan coincidir con ellos, al menos en parte) una cronoespecie podrá abarcar desde sólo un segmento de un linaje (si éste experimenta un importante cambio filético) a varios linajes sucesivos (serie de linajes en estasis, a partir de los cuales geman o saltan linajes derivados). Obviamente, el concepto de cronoespecie evolutiva requiere la aceptación de la especiación filética.

Sin embargo, debo reconocer que el concepto de cronoespecie evolutiva no está libre de problemas. El más evidente de todos es que no hay ningún criterio que permita designar, de manera inequívoca y a priori, qué cambios evolutivos deben separar las sucesivas cronoespecies. Los límites serán reales en cuanto que son cambios morfológicos. Además, al corresponder, supuestamente, a cambios del acervo génico de las bioespecies sucesivas, previsiblemente significarán algo más que la mera variación morfológica. Las unidades distinguidas serán intrínsecamente diferentes y estarán claramente delimitadas, aunque no separadas por discontinuidades como en el caso de las bioespecies contemporáneas. Pero la elección de tales límites será forzosamente arbitraria, y múltiples las posibles maneras de dividir un clado cuyos linajes evolucionan anagenéticamente (Fig. 13). La división en cronoespecies quedará sometida, por tanto al sentido común y al consenso. Puede que algún defensor de otro modo de dividir los clados en especies clame indignado que, aparte de lo que ya he indicado, seguir este sistema imposibilitaría las comparaciones entre clados basadas en el número de “verdaderas” especies y sus variaciones. A ello cabe contestar con una pregunta: ¿es que, dadas las incertidumbres del reconocimiento del número de especies (evolutivas, por ejemplo) de un clado, incertidumbres motivadas por las especies sosias, el registro fósil incompleto y un largo etcétera, son fiables las comparaciones de clados basadas en el número de especies que los forman y en la variación de tal número en el tiempo?

Un ejemplo concreto, a partir de González Donoso y Linares (*in litt*), *Thalmanninella*, uno de los tres subgéneros filogenéticos del género morfológico *Rotalipora* (según la doble clasificación simultánea que vengo utilizando desde hace algún tiempo, en trabajos de índole sistemática) consta de una línea evolutiva principal que se extiende desde el Albense hasta finales del Cenomanense; ciertas formas de características peculiares [*R.(T.) reicheli* Mornod, *R. (T.) deeckeii* (Franke)], acantonadas en el Cenomanense medio, podrían ser parte de un linaje derivado de corta duración. Por otro lado, en el Cenomanense superior norteamericano hay formas que no han sido encontradas en el dominio mediterráneo, lo que parece indicar la existencia de dos linajes durante ese período de tiempo, aunque tal extremo no es seguro. El estudio de la variabilidad morfológica de las bioespecies muestra que en la línea evolutiva principal ha tenido lugar una evolución anagenética, plasmada en las sucesivas presencias de organismos que exhiben los distintos estados de unos caracteres (carenas, suturas umbilicales y aberturas no principales) cuyas apariciones se ordenan en el tiempo según una tendencia morfológica, con un posterior retorno parcial a estados pri-



**Figura 13.** Tres de las múltiples maneras posibles de dividir un linaje en cronoespecies evolutivas, utilizando los biohorizontes de aparición y desaparición de tres morfotipos sucesivos, a, b, y c. Considerando otros morfotipos con distribución temporal limitada y distintiva (si es que pueden ser reconocidos), el linaje podría dividirse de otras maneras.

mitivos (patente, sobre todo, en Norteamérica). De esta manera se pueden distinguir seis<sup>(7)</sup> de los que se denominaron en el citado trabajo —optando por un vocabulario neutro— estados evolutivos, encuadrándose las *Thalmaninella* de cada muestra en unos cuantos de tales estados evolutivos. En lo que respecta a otros caracteres, tales como el número de cámaras en la última vuelta de espira, o la expansión de la espira, sus estados no tienen ninguna distribución definida frente al tiempo, por lo que deben ser meras variaciones intrapoblacionales sin significado evolutivo.

Las 15 similiespecies (y “subsimespecies”) que incluyen organismos de la línea principal, se pueden repartir en los estados evolutivos indicados. Cada estado evolutivo se denominó, informalmente, con el nombre de una de las similiespecies que abarca: la primeramente descrita. Las diferencias entre las similiespecies encuadradas en un mismo estado evolutivo radican en presentar diferentes estados de los caracteres con variación no evolutiva. Y, por supuesto, en cualquier muestra se observan las formas intermedias entre organismos de los distintos estados evolutivos y variantes intraespecíficas no evolutivas presentes. La reorganización nomenclatural —que no se realizó en este caso— subsiguiente a una revisión taxonómica, reduciría la lista de quince similiespecies a seis. Siguiendo los usos normales entre los especialistas en foraminíferos planctónicos, tales similiespecies serían lo que he denominado estados evolutivos. Pero, alternativamente, podría utilizarse el concepto de cronoespecie evolutiva; en tal caso, la aparición de los organismos de un estado podría caracterizar el límite inferior de la cronoespecie correspondiente (Fig. 14).

Una interesante cuestión es la planteada por las formas terminales del linaje: globotruncanoides es el más moderno de los estados evolutivos claramente representados en las regiones perimediterráneas, pero, esporádicamente, se observan formas con ornamentación simplificada, que podrían pertenecer al estado greenhornensis, (¿inmigraciones ocasionales y con poco éxito?, ¿evolución paralela fracasada?). Sin embargo, la inversión de la tendencia evolutiva general va más allá en el Western Interior de los EE.UU., lo que permite distinguir, además de greenhornensis, un estado terminal, multiloculata (considerado como un género distinto, *Anaticinella*) ausente en las regiones perimediterráneas. Pero incluso en el caso de que las formas americanas y mediterráneas del Cenomanense superior no hubieran alcanzado el grado de linajes independientes, el reconocimiento de las cronoespecies evolutivas no plantearía problemas: globotruncanoides sería la última cronoespecie evolutiva en las regiones perimediterráneas, mientras que en Norteamérica se podrían distinguir dos más, greenhornensis y multiloculata.

## CONCLUSIONES

El concepto de especie biológica local no parece tener problemas y es preferible a los conceptos de

similiespecie y similiespecie reproductiva, dado que se basa en una cualidad esencial, residente en la naturaleza recóndita de unas entidades colectivas, naturales y discretas, con límites objetivos. La especie uniparental, por el contrario, tiene unos límites forzosamente arbitrarios. Pero una cosa es que las categorías especie biológica local y especie uniparental puedan definirse de manera adecuada y otra, bien distinta, que los elementos de las definiciones sirvan a la hora de clasificar los organismos en especies e identificar la especie en que debe incluirse un organismo. Aunque las especies biológicas, en cuanto que taxones, deberían ser reconocidas mediante el criterio de la descendencia fecunda, y las especies uniparentales a partir de la división —arbitraria— del árbol genealógico de unos organismos emparentados, en la mayoría de los casos no hay más remedio que utilizar las metodologías empleables para caracterizar la similiespecie, sólo que informadas por los conceptos de especie biológica y especie uniparental, respectivamente.

El concepto de especie biológica sigue siendo válido cuando se amplía espacialmente, con objeto de aplicarlo a todos los seres con reproducción biparental vivientes en un momento del tiempo, si se introducen las modificaciones necesarias. Pero los problemas prácticos aumentan y el reconocimiento del taxón especie es incierto en la mayoría de los casos. En cuanto al concepto de especie uniparental, no plantea nuevos problemas.

Pero cuando se extiende a la dimensión temporal, el concepto de especie biológica es inaplicable —salvo en situaciones muy concretas y, presumiblemente, raras— y otro tanto le ocurre al concepto de similiespecie reproductiva. La especie evolutiva, un concepto que, redefinido para conferirle precisión, permite distinguir entidades teóricamente bien delimitadas, adolece de dos defectos: los taxones correspondientes pueden ser muy heterogéneos y el aumento del número de especies conocidas determina continuas reestructuraciones de lo previamente establecido. La similiespecie, tal como es utilizada por los especialistas en foraminíferos planctónicos, exhibe dos problemas: unos límites atemporales arbitrarios entre entidades frecuentemente no discretas, y un choque frontal con el concepto de especie biológica, puesto que una de estas bioespecies puede incluir varias similiespecies. El concepto de cronoespecie evolutiva no tiene este último problema: sus taxones son conjuntos de bioespecies sucesivas, pero sus límites en el tiempo son independientes del aislamiento reproductivo entre las bioespecies sucesivas de un linaje o las contemporáneas de dos linajes hermanos; su problema radica en la arbitrariedad de los límites entre las cronoespecies sucesivas.

¿Qué se puede hacer entonces, si ningún concepto es del todo satisfactorio cuando se introduce la dimensión temporal? Aunque lo que exponga pueda parecer contradictorio, pienso que la actitud consecuente con los hechos observables y los razonamientos pertinentes es la conceptualista, cuando se considera la especie en un marco atemporal, pero que cuando se introduce la

(7) Quizás este número aumente cuando finalice el estudio a fondo de las primeras formas del Albense, pues es posible que la *Ticinella* ancestral y la primera *Thalmaninella* pertenezcan al mismo linaje.

dimensión temporal hay que pasarse al nominalismo y optar por el concepto menos malo. Pero, ¿cuál es el menos malo? ¡Vuelta a la axiología! Si es el más cómodo, nada mejor que la similiespecie con taxones bien definidos y consensuados, un ideal inalcanzable aunque, en el caso de los grupos de organismos bien estudiados, parezca que se tienda hacia él, asintóticamente. Si se quiere respetar, dentro de lo posible, el concepto de especie biológica, la discusión puede plantearse entre la cronoespecie evolutiva y la especie evolutiva; debo reconocer que mis argumentos no son

suficientes como para tratar de decidir al lector inequívocamente por uno u otro... aunque, eso sí, es obvio que me gusta más el de cronoespecie evolutiva.

De todas formas, quizás no valga la pena afanarse demasiado por decidir cuál es la definición más apropiada para la categoría especie y por convencer de ello, si el único motivo de tal empeño radica en la sana intención de aplicarla a la delimitación de los taxones especies. Lo más probable es que ocurra como en el cuento de Kipling<sup>(8)</sup>, cuando entran en conflicto los intereses e ideas de los devotos del "Dios de las Cosas

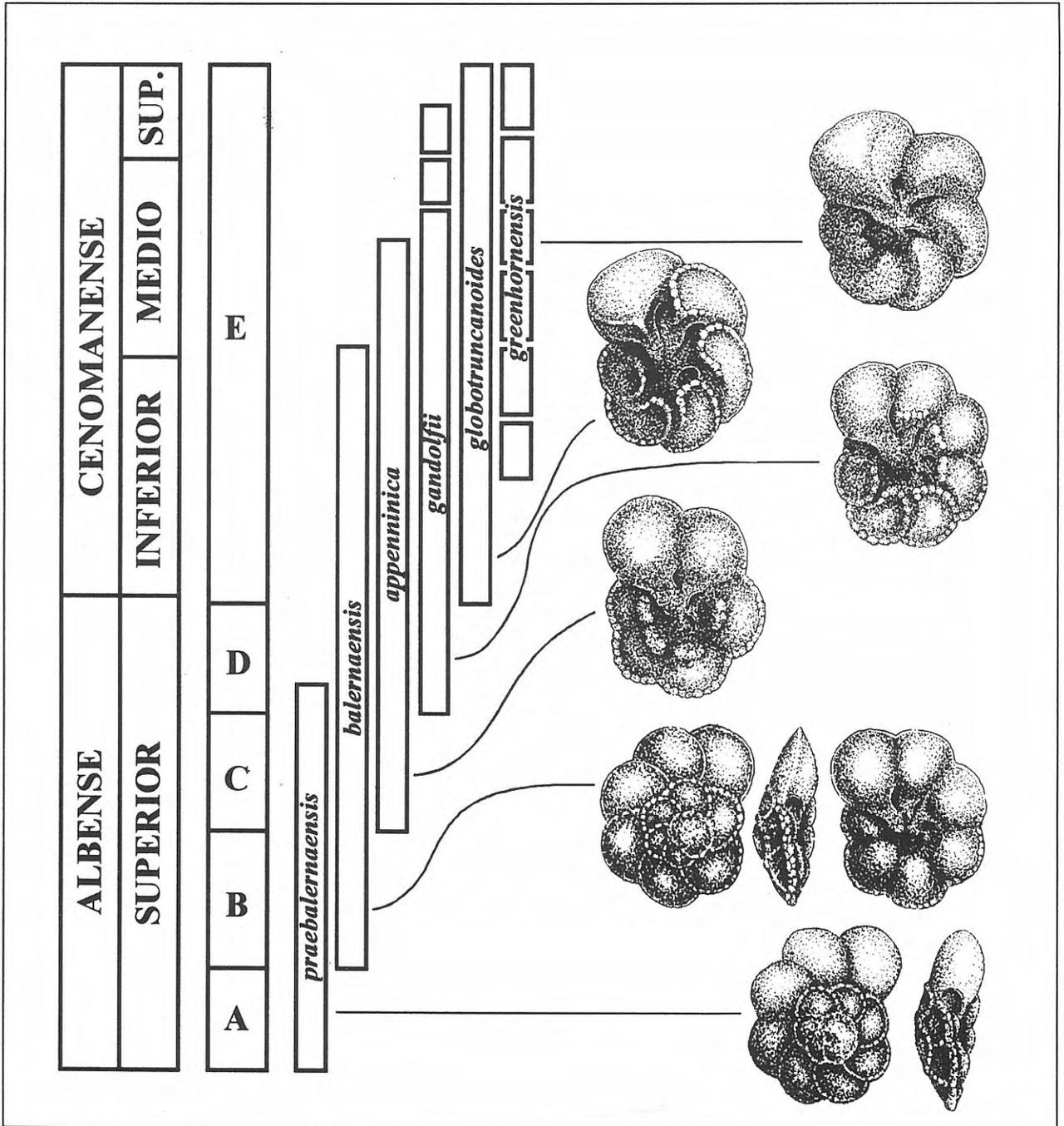


Figura 14. La línea evolutiva *Thalmanninella* en las regiones perimediterráneas. *T. praebalernaensis*, *T. balernaensis*, etc. son las similiespecies distinguibles. A, B, etc. son las cronoespecies que podrían diferenciarse utilizando como límites las apariciones de las similiespecies.

(8) *El juicio de Dungara*, en *La litera fantástica y otras narraciones*.

tales como son" con los de los fieles del "Dios de las Cosas tales como debieran ser". Así que, como la experiencia me dicta que Julio Krenk nunca gana, auguro que las cosas seguirán igual, al menos en el caso de los foraminíferos planctónicos. Y por ello creo que el concepto que mejor refleja la realidad de los taxones especies que circulan por los dominios de las ciencias de la naturaleza, es el que define a la especie como **un conjunto de organismos que, según un especialista del grupo de organismos en que se incluye el conjunto, es una especie,**

aunque suene a broma. Pero bueno sería que los investigadores, en sus trabajos sobre la clasificación en especies de los grupos de organismos, o al utilizar una clasificación en especies como vehículo para transmitir o archivo para almacenar información biológica, explicitaran el concepto de especie (incluido el último citado) que ha guiado la actividad realizada.

## AGRADECIMENTOS

Deseo manifestar mi agradecimiento a los Profs. Dres. I. Núñez de Castro, V. Sans Coma, L. Sequeiros y a dos revisores anónimos, por su críticas constructivas y sugerencias.

## BIBLIOGRAFÍA

(Como es norma, sólo se reseña la citada en el texto, pues la utilizada es varias veces el número de la presente.)

- Atran, S. 1985. The early history of the species concept: an anthropological reading. *In: Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. Editions de la Fondation Singer-Polignac, Paris, 1-36.
- Comas, J. 1966. El hombre como especie politépica y polimórfica. *In: La evolución* (Eds. M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre). Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid, 676-699.
- Cramp, S. (Ed.) 1983. *Handbook of the birds of Europa, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. III, Waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford.
- Diamond, J. 1966. Zoological classification of a primitive people. *Science*, **151**, 1102-1104.
- Eldredge, N. and Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In: Models in Paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper & Co. San Francisco, 82-115.
- Gingerich, P. D. 1985. Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. *Paleobiology*, **11**, 27-41.
- Goldschmidt, R. 1940. *The material basis of evolution*. Yale University Press. New Haven.
- González Donoso, J. M. y Linares, D. 1981. Cronoespecies, fenómenos de especiación y foraminíferos planctónicos. *In: International Symposium on "Concept and method in Paleontology"*. Contributed Papers (Ed. J. Martinell). Department de Paleontología, Universitat de Barcelona, Barcelona, 37-55.
- González Donoso, J. M. and Linares, D. 1990. The planktonic foraminifera. *In: Robaszynski, et al. A tentative integrated stratigraphy in the Turonian of Central Tunisia: formations, zones and sequential stratigraphy in the Kalaat Senan area. Bulletin Centres Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **14**, 281-362.
- González Donoso, J. M. et Linares, D. *In litt.* Foraminifères planctoniques. *In: Robaszynski, et al. Le Cénomanien de la région de Kalaat Senan (Tunisie Centrale)*. *Revue de Paléobiologie*.
- King, M. C. and Wilson, A. C. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*, **188**, 107-116.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. (traducción al castellano, 1968, *Especies animales y evolución*, Universidad de Chile y Ariel. Barcelona).
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Mayr, E. 1985. The species as category, taxon and population. *In: Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. Editions de la Fondation Singer-Polignac, Paris, 303-320.
- Patterson, H. E. 1984. The recognition concept of species. *South African Journal of Science*, **80**, 312-318.
- Quintana Cabanas, J. M. 1987. Raíces griegas del léxico castellano, científico y médico. Dykinson, Madrid.
- Tintant, H. Principes de la systématique. *In: Traité de Paléontologie* (Dir. J. Piveteau). **1**, Masson, Paris, 41-46.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, Nueva York.

Manuscrito recibido: 13 de junio, 1994

Manuscrito aceptado: 7 de noviembre, 1994