

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección I: Conceptos y métodos en el estudio de la filogenia

¿QUÉ ES UNA ESPECIE?

Juan José de Haro

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología.
Universidad Autónoma de Barcelona. 08190-Bellaterra (Barcelona).
jjdeharo@retemail.es

Resumen

Se discuten los diferentes conceptos de especie: linneano, fenético, evolutivo y filogenético. La especie es concebida por el autor del trabajo como un grupo de organismos que evolucionan conjuntamente, capaces de mantener su propia identidad diferenciada de la de otros grupos. Las subespecies aparecen en los estadios iniciales de la cladogénesis y su destino es incierto, pudiendo ser absorbidas por la especie originaria o bien, formar una especie diferente por consolidación de la cladogénesis. Por este motivo se sugiere que las subespecies son hipótesis sobre cladogénesis.

Palabras clave: Concepto de especie, Linneano, Fenético, Evolutivo, Filogenético, Metaespecies, Subespecies.

What is a specie?

Abstract

Different species concepts are discussed: Linnaean, phenetic, evolutionary and phylogenetic. The species is conceived like a group of organisms that evolve jointly, able to maintain its own identity differentiated from other groups. The subspecies appear in the initial stages of the cladogenesis and its destiny is uncertain, being able to be absorbed by the original species or, to form a different species by consolidation of the cladogenesis. For this reason we suggests them as hypothesis about cladogenesis.

Key words: Species concept, Linnaean, Phenetic, Evolutionary, Phylogenetic, Metaspecies, Subspecies.

INTRODUCCIÓN

Ante una pregunta como la que encabeza este trabajo, que a un profano le puede parecer sencilla, no queda más remedio que reconocer que la ciencia de la Biología no ha encontrado todavía una respuesta satisfactoria. Visto desde una perspectiva un tanto lejana, la especie es algo fácilmente reconocible: un oso blanco pertenece a la especie *Thalassarctos maritimus* —no hay problemas en saber qué es un oso blanco—, un hombre a la especie *Homo sapiens* —todos tenemos conciencia de quiénes son nuestros semejantes—, y un limonero a la especie *Citrus limon* —¿quién no sabe reconocer su fruto en la frutería?.

Vemos que hay organismos bien diferenciados que no presentan ningún tipo de dificultad para su identificación por parte nuestra. El problema surge cuando estudiando determinados seres vivos encontramos organismos con ligeras diferencias entre ellos. Particularidades que se mantienen constantes en una zona geográfica pero no en otra; pueden ser pequeñas diferencias en la coloración, o en la longitud de determinados apéndices, por ejemplo. Esto lleva a serios problemas por parte de los taxónomos para decidir si las diferencias observadas obedecen a seres vivos realmente distintos o son meras fluctuaciones del mismo organismo. A veces las diferencias se consideran poco importantes y se designa como subespecie; quizás otro investigador estudiando el mismo organismo, considera las diferencias importantes y se describe una especie nueva. La literatura científica tiene numerosos ejemplos de nuevas especies que han sido poste-

riormente colocadas junto con una especie ya existente y viceversa, especies que han sido desglosadas en dos o más.

El concepto de especie no es ciertamente fácil, además, lleva implícito una cierta carga filosófica que pasamos a examinar a continuación.

La visión de la realidad: Taxonomía esencialista y Taxonomía nominalista

La escuela del esencialismo metodológico (Popper, 1964, 1966) procede de Aristóteles y ha dado lugar a la taxonomía esencialista (De Queiroz, 1994). Para éstos la investigación científica tiene que penetrar hasta la esencia de las cosas para poder explicarlas. Así las preguntas ¿un colémbolo es un insecto? ¿Pertenece la especie "x" a la familia "A"? Son propias del esencialismo metodológico. Para ellos los términos tienen sentido por sí mismos, se pretende revelar el contenido real de estos términos y, por consiguiente, la naturaleza real o verdadera de las esencias denotadas por ellos es un requisito previo indispensable para la investigación científica. Las esencias son caracterizadas por propiedades que permiten clasificar la realidad en una u otra. Por lo tanto, un taxón será considerado previo a los organismos que contiene. La tarea del taxónomo será descubrir qué organismos pertenecen a cada taxón, según los caracteres que los definen a cada uno. Esta forma de actuar proviene del creacionismo imperan-

te antes del darwinismo. Las especies han sido creadas de forma que la naturaleza presenta un orden inalterable. Es la concepción que tiene el concepto tipológico de especie tal como se explicará más adelante.

El nominalismo metodológico haría las anteriores preguntas del siguiente modo: ¿qué relaciones filogenéticas tiene un colémbolo con los grupos evolutivamente cercanos? ¿Cuál es la situación de la especie "x" respecto a los miembros de la familia "A"? Es decir, no se discute sobre la pertenencia o no a unas determinadas clases, sino que "los nominalistas metodológicos sostienen que la tarea de la ciencia es sólo describir cómo se comportan las cosas, y sugieren que esto se ha de conseguir por medio de la libre introducción de nuevos términos, cuando sea necesario, o por medio de una redefinición de los viejos términos, cuando sea conveniente, olvidando tranquilamente su sentido original. Porque consideran a las palabras meramente como útiles instrumentos de descripción" (Popper, 1964). Por lo tanto, el taxón no es previo a los grupos que contiene sino a la inversa: los grupos de especies serán los que definirán el taxón. La naturaleza ya no es concebida como algo estático e inmutable. A esta corriente pertenecen la mayoría de los conceptos que examinaremos.

A menudo se tiende a volver a la concepción esencialista por mera inercia. Es fácil considerar las descripciones de especies, géneros, familias, etc. como verdaderas esencias inmutables. Así, por ejemplo, es posible describir una nueva familia porque una especie nueva no se atiene a la descripción original de una familia determinada, aunque quizás, lo más apropiado sería ampliar la definición inicial atendiendo a las relaciones de parentesco filogenético.

Concepto nominalista de especie

No es propiamente un concepto ya que se niega explícitamente la existencia de la especie. El nominalismo metodológico conducido a su extremo lleva a la afirmación de que en la naturaleza sólo existen objetos individuales. Los organismos semejantes se agrupan entonces en las denominadas especies, siendo tal agrupación subjetiva y totalmente inexistente en la realidad. El concepto nominalista, por lo tanto, afirma que las especies no tienen una entidad real en la naturaleza. No obstante, esta idea puede ser fácilmente rechazada ya que podemos observar como los seres vivos presentan mecanismos que aseguran que la reproducción únicamente se producirá con determinados organismos. Suelen ser mecanismos de tipo etológico, como cortejos ritualizados, que facilitan el reconocimiento entre los miembros de la misma especie y también mecanismos morfológicos que impiden físicamente el acoplamiento entre individuos de diferente especie. O, como dice Mayr (1991): *No hay argumento en contra de la postura nominalista más demolidor que el hecho de que los nativos primitivos de Nueva Guinea, con una cultura de la Edad de Piedra, reconozcan como especies exactamente las mismas entidades naturales que los taxónomos occidentales.*

Concepto tipológico de especie

La metodología esencialista ha dado lugar al concepto tipológico de especie, donde ésta se ve como un elemento perteneciente a una clase que puede ser distinguido de otro elemento de un modo u otro (Christoffersen, 1995). En palabras de Mayr (1991) *Una especie tipológica es una entidad que se diferencia de otras especies por unas características diagnósticas constantes.* Este es el concepto de Linneo.

El concepto tipológico utiliza caracteres morfológicos que sirven como división entre las especies (Taxonomía tradicional) y, en ocasiones, rechazando explícitamente cualquier conexión entre taxonomía y los procesos que han dado lugar al orden natural observado (Taxonomía práctica, Blackwelder, 1964). Funk & Brooks (1990) rechazan el concepto Tipológico de forma muy explícita ya que, según ellos, para un taxónomo con este concepto: *Una especie es lo que un taxónomo dice que es.*

El concepto tipológico de especie obedece a criterios de clasificación práctica. Los conceptos que examinaremos a continuación buscan explícitamente el orden natural establecido en la naturaleza y, por lo tanto, intentan ordenar los organismos basándose en esta disposición o armonía.

Taxonomía Natural

Con la aparición del Origen de las Especies (Darwin, 1859) y el cambio de visión sobre la naturaleza, surgió la taxonomía natural. Ésta intenta descubrir los taxones en la naturaleza, buscando el orden existente como consecuencia de la evolución, que se considera un axioma, por contraposición con el orden divino de la taxonomía predarwiniana.

En un principio Darwin tenía una visión más cercana al concepto Biológico (véase más adelante) que al Tipológico, como lo demuestran estos fragmentos de sus notas:

"Mi definición de especie no tiene nada que ver con la hibridación, es simplemente un impulso instintivo a mantenerse separados, que sin duda llega a ser superado (de otro modo nunca se producirían híbridos)." (Darwin, Cuaderno de notas C, entrecomillado en Mayr, 1991)

"La aversión de dos especies entre sí es evidentemente un instinto; y esto evita la reproducción." (Darwin, Cuaderno de notas B, entrecomillado en Mayr, 1991)

No obstante, posteriormente su visión de la especie cambió, debido principalmente al intento de aplicar sus ideas al mundo vegetal (Mayr, 1991) y se acercó más al concepto Tipológico que utiliza en el Origen de las Especies:

"De acuerdo con la teoría de que las especies no son más que variedades muy acusadas y permanentes y de que cada especie existió primero como variedad, podemos comprender por qué no se puede trazar una línea de demarcación ante las especies." (Darwin, 1859: Cap. XV)

De esta forma dejaba ver que la distinción de las especies era, según su opinión, más una cuestión de construcción humana que de realidad biológica.

La innovadora idea sobre un origen común de las especies y la formación de unas a partir de otras permitió el paso de la mera descripción de aquello que existía en la naturaleza, al uso del método hipotético-deductivo utilizado actualmente. Efectivamente, con anterioridad a Darwin, las especies se buscaban y se describían (habían estado 'siempre' allí). Pero posteriormente el concepto de la especie ya no estaba en las esencias (son especies porque son distintas) sino en el grado de divergencia mostrado (son especies porque evolucionan de forma independiente). Por este motivo la tarea a partir de ese momento ha consistido en establecer hipótesis sobre la existencia de verdaderas diferencias que muestran divergencia filética y, por tanto, especies distintas. Probablemente estos son los motivos que han inducido la excesiva proliferación de la idea de especie. Las especies están formadas por el seguimiento de diferentes caminos evolutivos pero ¿cómo se define de una forma que no deje lugar a dudas? Estos son los conceptos que examinaremos a continuación,

aunque no todos tratan el tema evolutivo de forma explícita, sí está en el trasfondo de la teoría que contienen.

Concepto Biológico

El concepto biológico es probablemente el modelo más popular entre los sistemáticos actuales. Uno de sus mayores exponentes es Mayr (inicialmente publicó su definición en 1940) que concibe la especie Biológica del siguiente modo: *Las especies son grupos de poblaciones naturales con cruzamiento entre sí que están aisladas reproductivamente de otros grupos.* (Mayr, 1991)

Se le ha criticado que no proporcione mecanismos para el reconocimiento de las especies (por ejemplo, Sneath & Sokal, 1973), que únicamente se aplique a individuos con reproducción sexual y que no resuelva los problemas que aparecen con aquellos grupos con formas partenogenéticas o a estados evolutivos de un linaje simple (Coyne et al., 1988).

Veamos algún inconveniente más. A lo largo de la historia genealógica, filogenética, de las especies el concepto biológico no tiene un significado claro. Si una especie A, extinta, origina dos especies B y C por cladogénesis, entonces no se puede aplicar a la especie troncal, A, el concepto biológico de especie ya que su extinción deja sin sentido la expresión "que están aisladas reproductivamente de otros grupos". Si la especie A y la especie B, por ejemplo, conviviesen ¿hubiesen estado aisladas reproductivamente? El aislamiento reproductor como mecanismo de diferenciación y segregación entre grupos biológicos afecta a las especies que conviven en un mismo momento. La respuesta, pues, pertenece a la ciencia-ficción. Es una definición apta para un tiempo geológico concreto, por ejemplo, el actual, pero pierde su significado cuando entra en juego el tiempo.

Igualmente aunque no existan procesos de especiación (cladogénesis) a una especie que sufre modificación a lo largo del tiempo no se le puede aplicar el concepto biológico de especie. La figura 1 esquematiza un linaje evolutivo en el que una especie sufre modificación evolutiva a lo largo del tiempo. En ella la taxonomía tipológica vería tres especies (A, B y C) sobre la base de sus diferencias morfológicas, pero la taxonomía biológica simplemente no nos puede decir nada, ya que los individuos de la línea evolutiva pertenecen a tiempos geológicos diferentes.

Feneticismo

El origen de las ideas que dieron lugar a este sistema de clasificación se sitúa al final de los años 50 (Sneath, 1995). El feneticismo cuantifica los caracteres observables de las especies y éstas se definen según características que quedan determinadas de forma matemática. Se supone que las especies y taxones supraespecíficos formados seguirán el mismo patrón que la evolución de las especies (Sokal & Sneath, 1963; Sneath & Sokal, 1973) aunque no se pone ningún medio para asegurar que la clasificación resultante concuerda realmente con la evolución de las especies. La especie es definida como:

(a) el grupo más pequeño (más homogéneo) que puede ser reconocido bajo ciertos criterios dados y que puede ser distinguido de otros grupos o (b) un grupo fenético de una diversidad dada que pertenece a la categoría de subgénero y que puede o no contener subgrupos.

(Sneath & Sokal, 1973: 365)

El concepto Fenético de especie y la taxonomía que con él se realiza es un sistema esencialista metodológico al estilo de la taxonomía Linneana. Posee la ventaja de ser considera-

blemente objetivo pero la desventaja insalvable de olvidar ante un método "ciego" y sin base teórica filogenética, el establecimiento de los grupos taxonómicos. El resultado es que en ocasiones producirá una taxonomía natural pero la mayoría de las veces no.

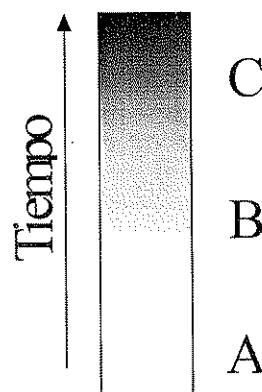


Fig. 1. Evolución de una especie (sin cladogénesis) que sobre la base de un concepto tipológico y fenético sería considerada como tres especies distintas A, B y C. El concepto biológico no es aplicable. Los conceptos evolutivo y filogenético identificarían una sola especie.

Concepto evolutivo

La incapacidad de los conceptos tipológico y biológico para discernir de forma eficiente un linaje con novedades evolutivas a lo largo del tiempo fue lo que llevó a Simpson a la definición del concepto evolutivo:

Una especie evolutiva es una stirpe (una secuencia de poblaciones ancestrales-dependientes) que evoluciona separadamente de otras y que tiene un papel y unas tendencias de evolución propios y de carácter unitario.

(Simpson, 1961)

Se definen las especies como grupos de seres vivos que evolucionan conjuntamente. La diferencia entre dos especies no está basada en caracteres morfológicos o de otro tipo que son discutibles por diferentes especialistas. No se trata de ver si la diferencia encontrada en aquel grupo de organismos es lo suficientemente importante (esencial, invariable) como para describir una nueva especie. Independientemente de las diferencias que seamos capaces de observar para caracterizar una especie, ésta tiene una existencia real en la naturaleza que no depende del sistemático para ser descubierta, sino de las relaciones genealógicas de un grupo de organismos con otro. Por lo tanto, el linaje representado en la figura 1 será considerado una única especie.

Este concepto de especie ha tenido especial relevancia en las secuencias de especies obtenidas por los paleontólogos ya que ellos tienen una visión de tipo vertical, respecto al tiempo, diferente a la horizontal del biólogo de campo. Las secuencias de ejemplares a lo largo del tiempo, cada una con pequeñas modificaciones con respecto a la que le precedió, produce una sobrevaloración del número de especies. Simpson quiso establecer una definición aplicable al campo donde él mismo trabajaba, la paleontología. El concepto evolutivo ha tenido una influencia decisiva en todos los modelos posteriores.

La Sistemática Filogenética, nacida con Hennig en 1966, es planteada como la búsqueda del orden natural. En palabras de Ax (1996): *La meta de la sistemática filogenética (cladística) es descubrir las relaciones de parentesco entre todos los organismos de la tierra y trasladar el orden que percibimos en la Naturaleza a un sistema equivalente humano.* Esto nos lleva a una serie de concepciones a las que hemos agrupado bajo el nombre de conceptos filogenéticos.

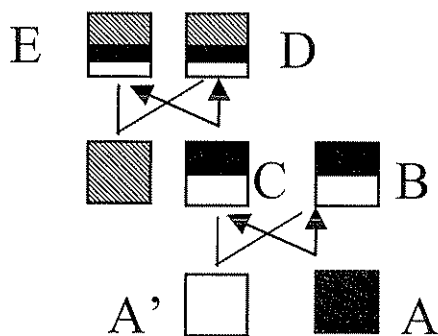


Fig. 2. Relaciones reticuladas entre individuos con reproducción sexual. Los individuos pertenecientes al clan originado en el individuo A (es decir: B, C, D y E) no tienen la mayor semejanza con los descendientes de A (flechas), sino de igual modo con el padre perteneciente al clan y con el que no pertenece. Por ejemplo, C está igualmente emparentado con A, origen del clan, que con A' que no pertenece al clan.

Concepto Filogenético

En 1966 Hennig publicó la edición inglesa de su libro sobre Sistemática Filogenética. Fue a partir de ese momento cuando resurge el concepto de especie. Las diferentes versiones de los conceptos, que en este trabajo llamamos filogenéticos, se caracterizan por aceptar el concepto evolutivo y el biológico, e intentar delimitar las especies de un modo u otro (aspecto práctico que lo acerca al tipológico).

Hennig definía las especies del siguiente modo:

Grupos de individuos que están interconectados por relaciones tocogenéticas [relaciones genealógicas entre individuos] son llamados especies.

(Hennig, 1966:30, los corchetes son nuestros)

“Las especies deberían entonces ser definidas como un complejo de comunidades reproductoras espacialmente distribuidas, o si llamamos a esta relación en el espacio “vicarianza”, como un complejo de comunidades vicariantes de reproducción” (Hennig, 1966: 47)

La definición de Hennig tiene en cuenta las relaciones genealógicas individuales con capacidad de reproducción entre ellos y distribución en el espacio.

Hennig tiene el gran mérito de distinguir entre ontogenia, tocogenia y filogenia. La ontogenia es la historia del desarrollo del individuo, la tocogenia el desarrollo histórico de un grupo de individuos interconectados genéticamente y la filogenia la historia evolutiva de las especies (autores como O'Hara, 1988, prefieren llamar a la filogenia *crónica* evolutiva en lugar de historia evolutiva). Esta diferencia permite apreciar que los individuos están interconectados entre ellos reticularmente y no jerárquicamente, como sucede con las especies o taxones supraespecíficos. El concepto de monofilia (un grupo con un ancestro común y todos sus descendientes y un grupo cuyos miembros están más estrechamente relacionados entre sí que a cualquier otra entidad fuera del grupo, Hennig, 1966) no es aplicable a las categorías infraespecíficas (individuos). Si elegimos un *clan* (un individuo y todos sus descendientes, O'Hara, 1993), éste no cumple la segunda de las condiciones de monofilia, ya que un individuo estará igual de emparentado con uno de los padres, el cual no pertenece al clan, que con el otro que sí pertenece (Fig. 2).

En 1978 Wiley definió la especie del siguiente modo:

Una especie evolutiva es un linaje simple de poblaciones ancestrales–descendientes que mantienen su identidad de otros linajes y que tienen sus propias tendencias evolutivas y destino histórico (Wiley, 1978)

La especie es concebida como formada por organismos que evolucionan de forma independiente, al estilo de la visión evolutiva, pero también se añade el mantenimiento de la identidad frente a otros linajes. Identidad que se mantiene a través de las relaciones reticulares que se producen mediante la reproducción entre organismos semejantes. La tendencia evolutiva y el destino histórico hacen referencia al orden establecido por la evolución en el que los linajes evolutivos y las especies se identifican.

De esta forma la especie está bien definida, quedando claro que son unidades biológicas independientes, guiadas por la evolución y que mantienen su cohesión e identidad mediante la reproducción.

Cacraft modifica la definición de Wiley añadiendo la diagnosticabilidad:

Una especie es el grupo diagnosticable más pequeño de organismos individuales en los cuales hay un patrón parental de ancestro descendiente (Cacraft, 1983, énfasis en el original)

No compartimos esta concepción, ya que si la especie existe en la naturaleza como unidad evolutiva, es indiferente que seamos capaces de diagnosticarla o no. Lógicamente deben buscarse las diferencias que permitan distinguir una especie de otra (apomorfias diagnosticables) pero este es un problema del taxónomo o del sistemático que no afecta en absoluto al organismo existente en la naturaleza.

Nixon y Wheeler definen la especie filogenética como:

La más pequeña agregación de poblaciones (sexual) o linajes (asexual) diagnosticables por una combinación única de estados de caracteres en individuos comparables (semaforontes) (Nixon & Wheeler, 1990)

Esta visión es semejante a la de Cacraft y con ella intentaron crear una herramienta de trabajo para el descubrimiento de terminales mínimos para el análisis filogenético (Davis & Nixon, 1992). Añaden la combinación única de caracteres en semaforontes y la distinción entre población sexual y asexual. Es aplicable la misma crítica que a Cacraft.

Christoffersen propone la siguiente definición:

Mi concepto teórico (ontológico) de especie define una especie como un linaje simple de poblaciones sexuales ancestrales–descendientes, genéticamente integradas por un contingente histórico de sucesos de entrecruzamiento (Christoffersen, 1995).

Esta acepción es la más semejante a la de Wiley y como ella, según nuestro parecer, superior a las demás, no obstante, esta definición no despeja las dudas sobre las fases iniciales de la cladogénesis y como más adelante veremos, la de Wiley (1978) tiene la base suficiente para abordar este problema.

Metaespecies versus especies monofiléticas

Ya se ha discutido anteriormente que las relaciones infraespecíficas en los organismos biparentales son reticulares, y un grupo de estos individuos no puede ser monofilético, en el sentido de Hennig (1966). Aquellos que en un proceso de

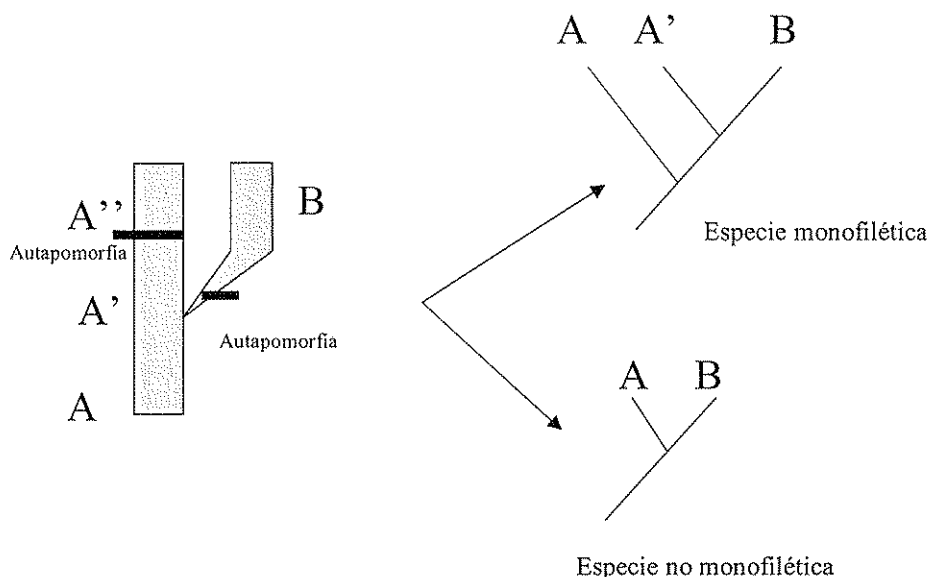


Fig. 3. Número de especies tras la cladogénesis

bifurcación ven tres especies (una especie ancestral y dos más, resultantes de la bifurcación) tales como Ax (1987, 1996), Nixon & Wheeler (1990), Davis & Nixon (1992), Christoffersen (1995) y la mayoría de los cladistas estructurales; han sido llevados por una generalización no justificada de la filogenia a la toconia. Otros autores como Mayr (1963), Wiley (1978), Archibald (1994) o Graybeal (1995), únicamente consideran dos especies: la especie troncal que da lugar a la bifurcación y que continúa sin modificación y la especie que se ha bifurcado.

El concepto de monofiletismo que fue utilizado por Hennig (1966) únicamente para grupos de especies, ha sido posteriormente, desde el cladismo, utilizado para las especies individuales, por haberse considerado el monofiletismo como la característica más importante de los taxones (Graybeal, 1995).

Veamos un ejemplo (Fig. 3) en el que una especie troncal A produce una especie nueva B. Aquellos que sólo aceptan el modelo monofilético para las especies verán 3 especies tras la cladogénesis: La originaria A y las dos resultantes de la Bifurcación A' (o A'') y B. La especie A tiene su propio curso evolutivo y, en principio, no tiene que verse afectada por especiaciones colaterales de sus propias poblaciones (B). En estos casos, que probablemente son la mayoría (Davis & Nixon, 1992) no se puede decir que la especie original ha pasado a ser otra especie A', ya que no presenta ningún proceso evolutivo relevante relacionado con el evento. No se corresponde con la realidad afirmar que la especie A ha sido transformada en otra. Además, sería imposible contrastar el momento del cambio, ya que el paso A a A' se habría realizado sin ningún tipo de modificación en las poblaciones que forman las dos hipotéticas especies.

A estas especies troncales que no sufren transformaciones tras una bifurcación se las ha llamado metaespecies. Fueron inicialmente definidas por Donoghue (1985) y han sido estudiadas con detalle por Archibald:

Metaespecie: Un metataxón al nivel de las especies (los terminales son organismos) en los que ninguno de los terminales (organismos) posee apomorfias (Archibald, 1994)

El caso de especies que, tras pasar por un estado de metaespecies, adquieren posteriormente novedades evolutivas (apomorfias) es más complejo de estudiar. Estas especies (A''

en la Figura 3) suelen producir politomías en el análisis cladista y pierden la capacidad de ser diagnosticadas como metaespecies. Véase Archibald (1994) para una discusión más detallada sobre los problemas que conllevan las metaespecies y los metataxones.

Destino histórico de las especies y formación de subespecies

La definición de especie de Wiley (1978, 1981) probablemente es la más completa y cercana a la realidad. En primer lugar, no alude a la diagnosticabilidad de las especies para que éstas tengan existencia. La identidad (propiedad del organismo, no del investigador) es la que mantiene la cohesión entre los organismos de una especie. En segundo lugar el destino histórico hace referencia al futuro de la especie y no únicamente al presente o al pasado. Aunque el futuro no es objeto de estudio experimental, sí es objeto de predicción y de estimación. Creemos que el *destino histórico* obedece a una entidad real de las especies cuya principal aplicabilidad se encuentra en los inicios de la cladogénesis: las subespecies.

Una población que debilita el entrecruzamiento reproductor con el resto de las poblaciones de la especie, se puede encontrar en periodo de especiación o cladogénesis. Esta población puede seguir dos caminos diferentes (O'Hara, 1993):

1. La población debilita sus relaciones reproductoras y posteriormente se produce una ruptura permanente entre la población y el resto de la especie. En este caso estaríamos ante un verdadero fenómeno de diferenciación, una tendencia evolutiva propia que conlleva un destino histórico concreto: la separación y formación de una nueva especie. La tendencia evolutiva propia implica la adquisición de novedades evolutivas o autapomorfias. Es una subespecie que formará una especie.
2. La población debilita sus relaciones reproductoras pero posteriormente es absorbida por el resto de la especie, con lo que la separación es sólo temporal. Es la misma situación que en el apartado anterior (diferenciación de una población). Sin embargo, tiene un destino histórico diferente en el que no se forma una nueva especie, debido a la falta de tendencias evolutivas propias. Es una subespecie que no formará una especie.

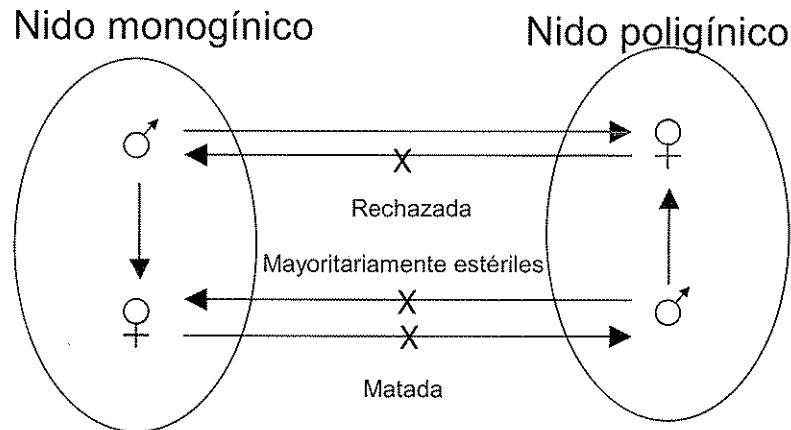


Fig. 4. Flujo genético reducido a una única vía entre las poblaciones monogínicas y poligínicas de *Solenopsis invicta* Buren 1972. Modificado de Ross & Pamilo (1996).

En las especies actuales no es posible distinguir entre los dos casos anteriores, ya que normalmente no hay elementos de juicio para inferir el curso futuro de la evolución de un grupo de organismos. Este es el caso de las subespecies. Tendencias evolutivas aparecen en poblaciones o individuos pertenecientes a una especie por lo que pueden diferenciarse parcialmente del resto de la especie pero todavía mantienen, o se infiere que pueden mantener, relaciones reproductoras con el resto de la especie.

Según nuestra opinión, las apomorfias que se encuentran deben ser evaluadas desde un punto de vista filogenético, más bien que taxonómico, con el fin de dilucidar si los caracteres nuevos que aparecen pueden tener alguna motivación evolutiva, que no sea una simple deriva genética, y ponderar las posibilidades de una futura especiación completa (área de distribución, posibilidad de reproducción con el resto de la especie, diferenciación etológica, distancia genética, etc.).

Especies y subespecies en acción

Shoemaker & Ross (1996) han estudiado la especie *Solenopsis invicta* Buren 1972 (Hymenoptera, Formicidae) en la que se encuentran dos poblaciones simpátricas distintas: unas que forman nidos monogínicos, con una sola reina, y otras con nidos poligínicos de 200 o más reinas. Morfológicamente son idénticas y las únicas diferencias se encuentran en cuatro genes localizados en el ADN mitocondrial. Las reinas poligínicas (Fig. 4), una vez fecundadas, normalmente en el interior del nido, permanecen en el mismo o bien se introducen en otros nidos poligínicos. El 90% de los machos de estos nidos son estériles y el 10% restante que es fértil realiza la fecundación en el interior del nido. Las hembras monogínicas, por el contrario, son fecundadas en el exterior por los machos provenientes de nidos monogínicos. Las hembras poligínicas no pueden fundar nidos en solitario por la ausencia de reservas energéticas suficientes, las hembras monogínicas son rechazadas y muertas por las obreras de los nidos poligínicos. Los machos de los nidos poligínicos apenas fecundan a las hembras monogínicas ya que éstos realizan la fecundación en el interior del nido y las fecundaciones realizadas en el exterior a las hembras monogínicas resultan estériles (Ross & Pamilo, 1996). El único intercambio genético se produce a través de los machos pertenecientes a los nidos monogínicos, que pueden fecundar a las hembras de los nidos poligínicos

que salen al exterior. De las cuatro posibilidades en las que el flujo genético puede circular sólo se realiza en sentido: machos de nidos monogínicos con hembras poligínicas (Fig. 4).

Ambas poblaciones de *S. invicta*, bajo el concepto aquí tratado, son dos **subespecies** por la adquisición de autapomorfias en el ADN_m y por el debilitamiento de las relaciones reproductoras, todavía existentes. Según Shoemaker y Ross (1996) bastaría con que las hembras de los nidos poligínicos cesasen totalmente sus vuelos reproductivos para que el proceso de especiación fuese completo. Esto pertenece al destino histórico de la especie.

Davis et al. (1996) estudian dos especies gemelas de *Drosophila* (Diptera): *D. melanogaster* y *D. simulans*. Como en el anterior ejemplo, estas especies apenas son diferenciables y únicamente se distinguen por la forma de la genitalia (Davis et al., 1996) y la presencia de cuatro mutaciones que hacen inviables los híbridos entre ambas especies (Wu, 1996). Ambas especies pueden fecundarse, pero los híbridos presentan su aparato genital, tanto el masculino como el femenino, atrofiado. Mediante la manipulación del citoplasma de una de las cepas de *D. simulans* Davis et al. (1996) han conseguido híbridos fértiles. En este ejemplo el flujo genético ha sido interrumpido totalmente y, únicamente de forma artificial, se consigue la reproducción viable. No obstante, el hecho de que sea posible conseguir la reproducción indica que una de las dos especies (no identificada en el trabajo de los autores) ha sufrido un proceso de especiación que no puede ser muy lejano en el tiempo. La adquisición de autapomorfias (mutaciones) y la interrupción del flujo genético muestran, sin lugar a dudas, la presencia de dos **especies** diferentes.

CONCLUSIONES

Las especies son concebidas como **grupos de organismos que evolucionan conjuntamente, capaces de mantener su propia identidad diferenciada de la de otros grupos**. La definición de Wiley (1978) es la que mejor describe esta situación. Una subespecie es meramente **una hipótesis sobre cladogénesis. Es una inferencia relativa a un futuro proceso de especiación que ha comenzado**. La veracidad de esta hipótesis no pertenece al presente sino al destino final de la población que ha iniciado su diferenciación.

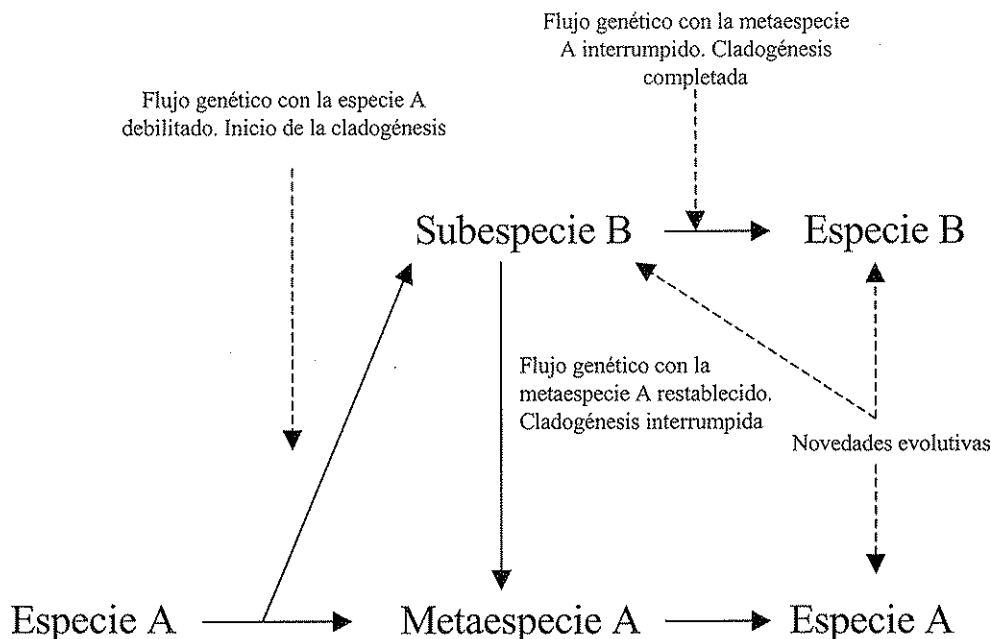


Fig. 5.- Fases por las que puede pasar una especie

Las especies no son necesariamente monofiléticas, ya que las relaciones reticulares entre organismos invalidan este concepto en el nivel específico.

En la cladogénesis, a partir de una especie troncal, puede aparecer primero una subespecie y después una especie nueva con adquisición de apomorfias. Este proceso consta de las siguientes fases:

1. Aparición de una subespecie: Si la separación de una de las poblaciones de una especie troncal no es completa, durante un periodo de tiempo existen relaciones reticulares reproductoras entre ambas.

Una subespecie existe entre dos periodos concretos de la evolución de los organismos:

- 1.1. Desde que en una población comienza una diferenciación en sus tendencias evolutivas, que la alejan de la especie troncal, y con la que todavía mantiene relaciones reproductoras con los miembros de otras poblaciones de ésta última. Es identificable mediante autapomorfias.
- 1.2. Hasta que el flujo genético queda interrumpido de forma permanente mediante el aislamiento reproductor (se consolida la cladogénesis), o bien, hasta que se restablece totalmente el flujo genético con la especie troncal (interrupción de la cladogénesis).

2. Metaespecie: En el proceso de cladogénesis, es la especie troncal que no adquiere apomorfias y permanece inalterada después del proceso de especiación de alguna de sus poblaciones. Es identificable por la carencia absoluta de autapomorfias.
3. La metaespecie adquiere autapomorfias y pierde su diagnosticabilidad como metaespecie.

El esquema de la figura 5 resume las fases por las que puede pasar una especie (el periodo de subespecie puede ser omitido en algunos casos).

Tal como hemos visto, tanto la especie como la subespecie pueden quedar bien definidas, al menos en el plano teórico. En la práctica es mucho más difícil establecer con propiedad la diferencia entre ambas. No obstante, esperamos que las ideas aportadas en este trabajo permitan abordar el tema con un poco más de precisión metodológica. En principio sólo deberían establecerse nuevas especies cuando se tenga la certeza (o una buena dosis de ella) de que además de existir diferencias de tipo morfológico hay barreras de tipo estructural, geográfico, ecológico o etológico que impiden la hibridación con las especies filogenéticamente más cercanas. Con la idea de que las especies son diferentes porque han divergido evolutivamente (que no es lo mismo que decir que son especies porque son distintas) se debe intentar ver si esta diferencia evolutiva ha llegado a su culminación (separación reproductiva), es inexistente, o está en vías de hacerlo. Por este mismo motivo el abuso en la descripción de subespecies debe evitarse en lo posible. Pequeñas diferencias morfológicas pueden indicar una población que está en vías de diferenciación, pero no necesariamente debe ser así. La subespecie debe ser tenida en cuenta cuando se tenga algún motivo para suponer que existe una divergencia filética con posibilidades de continuidad, esto lleva implícito la observación de cierta separación en algunos de los aspectos citados antes con respecto a la especie original. Tanto la definición de una nueva especie, como la de una nueva subespecie deberían llevar algún tipo de estudio, al menos consideraciones de tipo biogeográfico y ecológico. La descripción de especies y subespecies sin más conocimientos que los de su propia morfología y lugar de procedencia, hacen que con el tiempo se haga necesaria una revisión que pueda reafirmar la validez de las descripciones.

BIBLIOGRAFÍA

- ARCHIBALD, J. D., 1994. Metataxon concepts and assessing possible ancestry using Phylogenetic Systematics. *Syst. Biol.*, 43(1): 27-40.
- AX, P., 1987. *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the Basis of their Phylogenesis*. John & Wiley Sons. Wiley Interscience Publication. Chichester.
- AX, P., 1996. *Multicellular Animals. A New Approach to the Phylogenetic Order in Nature*. Springer-Verlag. Berlin.
- BLACKWELDER, R. E., 1964. Phyletic and phenetic versus omnispective classification. In: *Phenetic and phylogenetic classification* (V. H. HEYWOOD AND J. MCNEILL, eds). The Systematics Association, London.
- CACRAFT, J., 1983. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.*, 1:159-187
- CHRISTOFFERSEN, M. L., 1995. Cladistic Taxonomy, Phylogenetic Systematics, and Evolutionary Ranking. *Syst. Biol.*, 44(3): 440-454.
- COYNE, J. A., ORR, H. A. & FUTUYMA, D. J., 1988. Do We Need a New Species Concept? *Syst. Zool.*, 37(2): 190-200.
- DARWIN, CH., 1859. *Of the Origin of the Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. M.A. Fellow, Royal, Geological, and Linnean Societies. London.
- DAVIS, A. D., ROOTE, J., MORLEY, T., SAWAMURA, K., HERMANN, S. & ASHBRUNER, M., 1996. Rescue of hybrid sterility in crosses between *D.melanogaster* and *D.simulans*. *Nature*, 380: 157-159.
- DAVIS, J. I. & NIXON, K. C., 1992. Populations, Genetic Variation, and the Delimitation of Phylogenetic Species. *Syst.Biol.*, 41(4): 421-435.
- DE QUEIROZ, K., 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Syst. Biol.*, 43(4): 497-510.
- DONOGHUE, M. J., 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist*, 88: 172-181.
- FUNK, V. A. & BROOKS, D. R., 1990. *Phylogenetic Systematics as the Basis of Comparative Biology*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- GRAYBEAL, A., 1995. Naming Species. *Syst. Biol.*, 44(2): 237-250.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- MAYR, E., 1940. Speciation phenomena in birds. *Am. Nat.*, 74: 249-278.
- MAYR, E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E., 1991. *One long, argument, Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- NIXON, K. C. & WHEELER, Q. D., 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6: 211-223.
- O'HARA, R. J., 1988. Homage to Clio, or, Toward an Historical Philosophy for Evolutionary Biology. *Syst. Zool.*, 37(2): 142-155.
- O'HARA, R. J., 1993. Systematic generalization, historical fate and the species problem. *Syst. Biol.*, 42(3): 231-246.
- POPPER, K. R., 1964. *The poverty of historicism*. Harper & Rowe, New York.
- POPPER, K. R., 1966. *The open society and its enemies*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- ROSS, H. & PAMILO, P., 1996. One into two will go. *Nature*, 383: 574-575.
- SHOEMAKER, D. D. & ROSS, K. G., 1996. Effects of social organization on gene flow in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Nature*, 383: 613-616.
- SIMPSON, G. G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press. New York.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- SNEATH, P. H. A., 1995. Thirty years of Numerical Taxonomy. *Syst. Biol.*, 44(3): 281-298.
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- TADDEI, F., MATIC, I. & MIROSLAV, R., 1996. Novedades sobre el origen de las especies. *Mundo Científico*. La Recherche, 174:1018-1025.
- WILEY, E. O., 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27: 17-26.
- WILEY, E. O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley, New York.
- WU, CH. I., 1996. Now blows the east wind. *Nature*, 380: 105-107.