
EL CONCEPTO DE ESPECIE, LAS ESCUELAS DE SISTEMÁTICA

THE SPECIES CONCEPT, THE SYSTEMATIC SCHOOLS

ALONDRA CASTRO-CAMPILLO* JOSÉ
RAMÍREZ-PULIDO* EUCARIO
LÓPEZ-OCHOTERENA**

Departamento de Biología, División de C B S.
Unidad Iztapalapa,

Apartado Postal 55-535, México, D. F. 09340

** Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
UNAM.

Apartado Postal 70-305, México, D.F. 04510

RESUMEN

Se hace una revisión del concepto de especie. Se dan las características propias de la misma y las principales definiciones en uso. Por otra parte, se hace una relación de los fundamentos de las tres escuelas de sistemática más importantes.

ABSTRACT

A revision of the species concepts carry out, and principal characteristics and terms in use also are mentioned. A comparison of fundamental aspects of the three main systematic schools is developed.

El Concepto de Especie

La literatura sobre el concepto de especie es muy abundante, basta consultar algunas revistas como *Cladistics*, *Systematic Biology* o *Taxon* para concluir que la idea de especie más apropiada para cada investigador es variable. Por otra parte, tampoco se han esclarecido los puntos que han generado controversias entre los distintos enfoques de las escuelas de sistemática. Esto ha propiciado que en reuniones científicas o por medio de artículos de revisión, se analicen algunas de las ideas que hacen distintos a los conceptos de especie y a las escuelas de sistemática (Mayr, 1957; Bock, 1974; Slobodchnikoff, 1976; Mayr y Ashlock, 1991; Panchen, 1992; Llorente Bousquets, 1994; Luna Vega, 1994; Sour Tovar y Montellano Ballesteros, 1994).

Este ensayo se circunscribe a revisar algunos de esos enfoques, y a reunir algunas de las ideas que han publicado diversos autores. Según Bock (1974) el mayor atributo de una clasificación es que debe ser útil, pero también debe ordenar y resumir la información biológica, debe ser heurística y debe proveer las bases para estudios futuros. Cada uno de estos puntos son abordados con mayor o menor énfasis por las escuelas de sistemática, de acuerdo con sus principios y fundamentos.

Es importante mencionar la relación que existe entre el concepto de especie y la escuela de sistemática que la considera apropiada, desde el punto de vista de un marco conceptual y lo que se refiere a la experiencia directa de trabajar con los organismos, es decir clasificarlos. Simpson (1961, 1964), Mayr (1969, 1970) y Bock (1974) hacen un espléndido análisis de estos dos aspectos del quehacer del taxónomo y del sistemático.

Se hace también referencia a los distintos conceptos de especie (Mayr y Ashlock, 1991; Crisci, 1994) que han ido cambiando de acuerdo con el tipo de estudios realizados, el interés del investigador; el grupo zoológico que se aborda y todo esto dentro de un marco histórico que permite un mayor grado de apreciación de los procesos que intervienen en la naturaleza, ya sea empleando criterios morfológicos o genético-poblacionales (Clausen, 1962; Sour Tovar y Montellano Ballesteros, 1994).

Asimismo, se exponen los puntos básicos de cada escuela de sistemática, con la idea de integrar un breve

panorama de las afinidades (todas parten de una concepción darwiniana) y de las diferencias conceptuales y metodológicas que existen entre ellas (Bock, 1974; Mayr y Ashlock, 1991; Panchen, 1992).

Características de la Especie

A pesar de que la especie es intuitivamente percibida tanto por el hombre común como por el de ciencia, entre estos últimos el concepto de especie ha estado sometido a un gran debate como puede observarse en la literatura especializada (Mishler y Donoghue, 1982; Madrid Vera, 1990; Mayr y Ashlock, 1991; Crisci, 1994). Recientemente, Sour Tovar y Montellano Ballesteros (1994) sintetizaron las causas del debate en relación con los siguientes problemas:

- a) las características reproductivas de la especie
- b) el conocimiento de la magnitud y naturaleza de la variación geográfica y
- c) la validez de la especie como una unidad concreta o como una unidad abstracta

Antes de la publicación del "Origen de las especies" por Darwin, en 1859, en donde se explica la diversidad orgánica por primera vez bajo una teoría que puede ser sometida a prueba, las especies se concebían como el reflejo de un número limitado de tipos universales (el *eidós* de Platón) y la variación entre sus miembros, era sólo el resultado de manifestaciones imperfectas de esos tipos. En esta concepción tipológica o esencialista de la especie, los individuos no se encuentran en ninguna relación especial entre ellos, sino que son simples expresiones del mismo tipo, prototipo o arquetipo de los miembros de una especie que forman una clase (Mayr y Ashlock, 1991).

Utilizada por Ray, Linneo y sus contemporáneos (Madrid Vera, 1990; Sour Tovar y Montellano Ballesteros, 1994) la concepción tipológica de la especie descansa sobre cuatro postulados (Mayr y Ashlock, 1991):

1. La especie consiste de individuos similares que comparten la misma esencia
2. Cada especie está separada de las demás por una marcada discontinuidad
3. Cada especie es totalmente constante a lo largo del tiempo
4. Existen límites estrictos para la posible variación dentro de cada una de las especies

Entre los problemas que han ocasionado el abandono de esta concepción de la especie, se encuentra la existencia del polimorfismo sexual ontológico, estacional o de cualquier otro tipo, presente en la variación individual de una especie polifénica. Además, en el caso contrario, también existen especies isomórficas que constituyen, acervos genéticos completamente aislados, a pesar de que morfológicamente pudieran ser muy parecidos (especies gemelas). Sin embargo, cabe señalar que cuando se carece de información biológica, en la práctica el taxónomo puede verse forzado a reconocer de manera provisional una especie con base en evidencia morfológica *sensu stricto* (Mayr y Ashlock, 1991).

De acuerdo con Crisci (1994), existen otras dos vertientes ideológicas para considerar la existencia del concepto de especie dentro de la taxonomía. Por una parte, está la posición epistemológica del nominalismo, en donde se niega la realidad objetiva de los conceptos de clase y se otorga realidad sólo a los individuos que componen esas clases, por lo que se sostiene que las especies, en tanto que son conceptos de clase, son ficciones, construcciones utilitarias de la mente humana sin existencia real y objetiva y sólo se trata de unidades convencionales y artificiales que, en síntesis, son una mera abstracción del hombre. Por la otra parte, está el realismo, posición que sostiene que los conceptos de clase, en este caso los "taxa" y la categoría taxonómica de la "especie", tienen realidad objetiva independiente de la conciencia.

Conceptos Realistas de Especie

El realismo mantiene su postura considerando que la especie tiene una justificación evolutiva, ya que en ella se salvaguardan sistemas de genes bien adaptados que han evolucionado en diferentes grupos.

- a) Los miembros de una misma especie tienen el mismo papel evolutivo y ecológico, diferente a los miembros de otras especies, es decir, que comparten una filogenia común.

- b) Existe una interacción reproductiva y por ende, flujo genético abierto entre los miembros de una misma especie, por lo que la especie tiene funcionalidad biológica.
- c) Los límites funcionales de la especie están marcados por el aislamiento reproductivo que hay entre los miembros de distintas especies.
- d) La especie se mantiene como unidad evolutiva gracias a las presiones de selección que actúan de la misma o semejante manera sobre las poblaciones que la componen.
- e) Es innegable la realidad inherente de la especie que se percibe tanto por las culturas nativas como por la taxonomía científica.

Dentro de este marco, las especies pueden ser percibidas como:

- 1) Reales, pero no equivalentes, ya que existen diferentes estrategias de adaptación evolutiva (cuellos de botella, diferentes especies filéticas), o bien, como
- 2) Individuos y no como clases, ya que constituyen un "individuo funcional" cuando los organismos que forman parte de la especie compiten reproductivamente entre sí y no con otras especies y como
- 3) Sistemas biológicos supraorganísmicos, ya que constituyen unidades ecológicas y evolutivas cohesionadas y discretas a las que se les considera "biosistemas genético-evolutivos" con una funcionalidad.

Los conceptos derivados de la concepción realista, hacen énfasis en que los miembros de una especie se encuentran aislados reproductivamente de otras especies y que están sujetos a los mismos factores de selección natural, por lo que conforman una unidad reproductiva, un sistema genético, una unidad evolutiva y una unidad ecológica.

Entre estos conceptos se encuentran el biológico, el agámico, el evolutivo, el de selección, el económico y el ecológico.

Concepto Biológico

Este concepto clave, también llamado genético, se empieza a perfilar después de 1750 y entre quienes participaron para delinearlo estuvieron Buffón, Merrem, Voigt, Walsh, pero su primer proponente fue K. Jordan en el siglo XIX (Mayr y Ashlock, 1991) y su más claro exponente ha sido Mayr (1957, 1969).

Así, se define a la especie como un grupo de poblaciones naturales genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos análogos.

En su versión más reciente, de acuerdo con Mayr y Ashlock (1991), por un lado se combinan en él, los conceptos tipológico y nominalista porque establece que las especies tienen una realidad independiente y están tipificadas por las estadísticas de poblaciones de individuos, pero por otro, se diferencia de ellos al enfatizar la naturaleza poblacional y la cohesión genética de la especie y porque señala que la especie recibe su realidad a partir de información que históricamente ha evolucionado.

Es el concepto que más se ha usado hasta ahora para abordar las relaciones filogenéticas y evolutivas entre especies, siendo el de mayor sentido en las especies no dimensionales, es decir, con poblaciones simpátricas y sincrónicas (Mayr y Ashlock 1991).

Crisci (1994) resume las dificultades que se presentan en el uso de este concepto cuando:

- a) la información sobre las potencialidades reproductivas de muchas de las poblaciones que componen una especie es incompleta o francamente desconocida
- b) la especiación es incompleta porque los mecanismos de aislamiento no se han concretado (semiespecies)
- c) o bien, lo han hecho, pero sin la aparición de los caracteres morfológicos correspondientes que permitan su diferenciación (especies hermanas)

d) no se contempla a las especies con reproducción asexual o uniparental.

Concepto Agámico

Cain (1954) define a la especie como un grupo de poblaciones con reproducción uniparental. Esta idea trata de subsanar la omisión que hace el concepto biológico de las especies con reproducción asexual, pero resulta ambiguo y por tanto de poca utilidad práctica.

Concepto Evolutivo

Este concepto fue propuesto por Simpson (1961) como una respuesta a la dificultad de aplicar el concepto biológico en situaciones diferentes a las especies no-dimensionales (como en los restos fósiles). Desarrollado por Grant (1971) y Wiley (1978). En este concepto la especie implica una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones que evolucionan separadamente de otras secuencias y que posee tendencias evolutivas propias.

Aunque trata de conciliar los dos conceptos anteriores, adolece de la dificultad para determinar los "papeles y tendencias evolutivas propias" a que se refiere. Además, se trata de la definición de un linaje filético, más que de la especie y, por ende, incluye lo mismo a cualquier población aislada (demo) que a una especie incipiente. Tampoco permite delimitar hasta donde, es un simple linaje filético; los morfotipos deben ser tratados cada uno como "un rol unitario evolutivo" o como cronoespecies (Mayr y Ashlock, 1991). En resumen, el problema básico con este concepto es que en el intento por darle una dimensión temporal a la especie, se sacrifican los conceptos relacionados con las causas y el mantenimiento de las discontinuidades entre especies contemporáneas (Mayr y Ashlock, 1991).

Wiley (1981) trata de mejorar el concepto y utiliza "mantenimiento de identidad" como aislamiento reproductivo, pero su definición se queda en el nivel del taxón de especie y no de la categoría de especie.

Además, la delimitación de la especie en este concepto no es clara ni virtual, de tal modo que mientras para Simpson (1961) es la división arbitraria del linaje en especies mediante inferir aislamiento reproductivo a partir del grado de divergencia morfológica, para Wiley (1981) esa división arbitraria es inadmisibles para cualquier linaje que se haya supuesto como separado de los demás. Hennig (1966) arbitrariamente considera terminada cualquier especie evolutiva cuando una especie hija se ramifica desde el linaje parental, ignorando el hecho de que un evento de especiación peripátrica usualmente deja a la especie parental sin cambios (Mayr y Ashlock, 1991).

Por otra parte, los distintos proponentes del concepto tienen distintos enfoques y lo han considerado con diversos nombres como filogenético, cladista, evolutivo. Entre sus ventajas, ponderan las bondades del concepto en términos que incluye, entre otros, al concepto biológico al que atacan (Luna Vega, 1994).

Concepto de Selección

Slobodchnikoff (1976) visualiza a la especie como el conjunto de individuos y poblaciones genéticamente similares que se mantienen como una unidad cohesiva a causa del conjunto de presiones de selección que balancean las fuerzas desorganizadoras impuestas por factores ambientales, mutación, recombinación o deriva génica. Aunque explica los mecanismos para el origen de las discontinuidades y los núcleos de agrupamiento de la diversidad orgánica, el concepto también es difícil de interpretar porque ¿Cómo se reconoce una "unidad cohesiva"?

Concepto Económico

Ghiselin (1974) define a la especie como la unidad más amplia en la economía natural, en la cual existe competencia reproductiva entre sus miembros. En este concepto se considera a las especies como individuos, pero otra vez existe un problema operativo y conceptual para delimitar "la competencia reproductiva" que implica.

Concepto Ecológico

En este concepto, Van Valen (1976) define a la especie como un linaje o conjunto de linajes afines que evolucionan separadamente de otros y que ocupa una determinada zona adaptativa. Aquí se enfatiza que la especie ocupa un determinado nicho ecológico diferente al de otras especies, pero la dificultad práctica del concepto radica en que no existe una definición ni valoración operativa de "nicho ecológico" o de "zona adaptativa".

Conceptos Nominalistas de Especie

Los argumentos en que se apoya el realismo son objetados en el nominalismo, en donde las especies son consideradas como abstracciones de la conciencia sin realidad objetiva.

Esta corriente fue acogida por Buffón y Lamarck en sus primeros escritos y por Robinet durante el siglo XVIII en Francia (Mayr y Ashlock, 1991). En su versión más moderna se sostiene que el salvaguardar conjuntos de genes es una justificación válida para cualquier tipo de discontinuidad (cualquier categoría taxonómica).

Asimismo, con bases en evidencias tomadas de entre las plantas (Crisci, 1994) argumenta que:

- a) el origen común no necesariamente es garantía de que las poblaciones de una especie desempeñan el mismo papel ecológico ni evolutivo
- b) existe mayor flujo genético entre poblaciones cercanas de distintas especies que entre poblaciones lejanas de una misma especie
- c) el aislamiento es producto de la divergencia, pero no necesariamente es el límite real entre categorías y mucho menos, entre especies

Además, la existencia de las especies gemelas pone en relieve el hecho de que los mecanismos de aislamiento no siempre se corresponden con discontinuidades, ya que estas especies carecen de discontinuidad aparente, pero son incompatibles.

En cuanto a la percepción de las especies, en el nominalismo se argumenta que el lenguaje y los mecanismos neurológicos determinan nuestra concepción de la realidad y, por ende, hemos sido capaces de crear a las especies. En esencia, en el nominalismo se trata de demostrar que las especies son abstracciones para poder lograr así cierto acuerdo con una definición arbitraria, pero universal, de ese concepto.

Entre los conceptos de especie que han surgido del nominalismo se encuentran el morfológico, el fenético con sus dos versiones, el pragmático y el paleontológico, todos los cuales fijan límites arbitrarios entre las especies.

Concepto Morfológico

Cain (1954) define a la especie como el conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas. Entre los problemas prácticos que presenta este concepto, es que existe escaso acuerdo para delimitar la magnitud de las discontinuidades que separan a las especies y además, es imposible reconocer a través de él, ciertos casos como el de las especies hermanas.

Concepto Fenético

En su versión numérica (Sokal, 1973) define a la especie como el conjunto de poblaciones fenéticamente similares considerando, para ello, diversos tipos de caracteres (morfológicos, etológicos, bioquímicos, entre otros). En su versión no numérica (Michener, 1970) plantea que la especie es un grupo de poblaciones indivisible por discontinuidades fenéticas y separado de otras por discontinuidades de esa naturaleza. Un inconveniente de este concepto, también radica en el escaso acuerdo referente a la magnitud de la discontinuidad necesaria para reconocer a la especie. Además, no se han acordado qué técnicas numéricas se deben usar para la primera versión.

Concepto Pragmático

Cronquist (1978) considera a la especie como el grupo más pequeño de organismos, consistente y persistentemente diferente de otros grupos y distinguible por medios ordinarios. Resulta de difícil aplicación por lo ambiguo de "consistente y persistentemente" y por "los medios ordinarios", probablemente se refiere a la competencia profesional del taxónomo.

Concepto Paleontológico

En este concepto que fue abordado por Simpson (1961) y por Imbrie (1957) se trata a la especie como un sólo linaje cuyos límites son por definición arbitrarios. Este concepto adolece de los problemas inherentes al estudio de los restos fósiles que hace difícil fijar "los límites arbitrarios" que no sean los del "ojo entrenado para hacerlo".

Conclusiones

El concepto que se escoja para el estudio de las especies naturales, va a depender de la formación del investigador, del enfoque de su investigación, pero sobre todo, está en función del grupo de interés (que se reproduzca sexualmente, que incluya poliploidías, intercambios transgénicos, entre otros).

Asimismo, es evidente que si se puede percibir a las especies en cuanto a su realidad natural, también es cierto que en la práctica puede ser necesario documentar una descripción con base en un "criterio nominalista" si sólo se cuenta con pocos ejemplares o si se trata de especies raras, aún a pesar de que actualmente es obvio que el reconocimiento de las especies y su delimitación depende del estudio de la variación de sus caracteres y de la integración de toda la información que se genera sobre ellas (ecológica, etológica, reproductiva, por mencionar algunas). Pero, lo que es importante tener en cuenta es que el concepto de especie que se aborde, sea funcional y operativo para poder delimitar satisfactoriamente la variación dentro de una especie o, en todo caso, para poder entender el punto en que están sus poblaciones dentro de un proceso de diversificación (especiación).

Escuelas de Sistemática

De acuerdo con Mayr y Ashlock (1991), después de la publicación del "*Origen ...*" en 1859, poco se hizo con respecto a la práctica de la clasificación biológica y aunque se aceptaba que esta debía reflejar, de alguna manera, la relación entre los taxa por descendencia común, no se originó una metodología *ex profeso*. Muchos taxa permanecieron con base en la "similitud general" de sus miembros y con base en algunos caracteres clave. Esto llevó a que el trabajo de los taxónomos se centrara en el nivel de la especie, lo que eventualmente terminó en la "Síntesis de la Teoría Evolutiva" uno de cuyos primeros exponentes fue Simpson (1945; 1961).

En las décadas de los años cincuenta y sesenta, se desarrolló un mayor interés en resolver los problemas ligados a la clasificación de los taxa superiores, pero el desacuerdo acerca de cómo podía reflejar la clasificación, de la mejor manera posible, tanto las relaciones de similitud como de descendencia entre los taxa, generó tres escuelas de pensamiento taxonómico: la escuela evolutiva o evolucionista, la escuela fenética o feneticista y la escuela cladista o cladística.

Para resolver este conflicto entre grado de similitud y relación de descendencia en un sistema de clasificación, se han propuesto distintos procedimientos según la escuela de que se trate, considerando una de dos opciones:

1. dar primacía a uno de los dos tipos de criterios, esperando que el resultado satisficará simultáneamente al otro grupo de criterios. Así, mientras que los feneticistas le confieren preponderancia a la similitud, los cladistas lo hacen para con los puntos o nodos de ramificación de la descendencia
2. considerar los dos tipos de criterios con el mismo valor, pero de manera secuencial. Esto es básicamente lo que se hace en la taxonomía evolutiva, en donde los taxa son provisionalmente delimitados de acuerdo con sus similitudes y luego sometidos a prueba para comprobar su relación monofilética. Asimismo, en algunas escuelas de cladística, la construcción de los cladogramas se hace delimitando los taxa por medio de cortar las

ramas de la misma longitud aproximada

Aunque existe una correlación general del grado de similitud entre los organismos y su origen reciente a partir de su ancestro común, se considera que esta no es exacta. De ahí que existan tres enfoques para el pensamiento taxonómico (Bock, 1974) los cuales, entre otras cosas, difieren en el criterio fundamental que consideran para reconocer la validez de una clasificación:

- a) que los caracteres con que fue construida permitan inferir los caracteres desconocidos de especies conocidas o recién descubiertas. Este punto sobre la predictibilidad de los caracteres es prioritario para los feneticistas y también para los taxónomos evolutivos
- b) que la representación de la historia filogenética sea lo más exacta posible. Este es el punto crucial para que las clasificaciones sean consideradas como sistemas generales de referencia en biología, especialmente, por los cladistas y en menor grado por los taxónomos evolutivos
- c) que provea la base para todos los estudios comparativos en biología, lo cual es posible siempre y cuando los caracteres considerados permitan establecer las investigaciones comparativas más útiles para entender diversos aspectos de la unidad y diversidad del mundo vivo. Un corolario de este requisito es que los sistemas de clasificación, deben unificar y no dividir opiniones.

Bock (1974) en su ensayo sobre los fundamentos filosóficos de la clasificación evolutiva, menciona las características de las tres principales escuelas de sistemática. Mayr y Ashlock (1991) resumen las modificaciones que han sufrido con el tiempo.

Característica	Fenética	Cladística	Evolutiva
Agrupación de los taxa	Similitud	sinapomorfias	Homología adaptativas
La filogenia expresa en la clasificación	Utilidad y conveniencia	Genealogías hipotéticas	Micro y macroevolución
Tipo de dendograma	Fenograma	Clasdograma	Filograma o árbol filogenético
La monofilia para agrupar taxa es:	Irrelevante	Imprescindible	no necesariamente forzosa
Importancia de la subespecie	Relevante	Irrelevante	Relevante
Comparatividad reproductiva	Relevante	Irrelevante	Relevante
Inicio desde	1960	1970	1940

Escuela Feneticista

Generalmente confundida con la Taxonomía Numérica (un método muy usado en la escuela fenética y en otras), este enfoque se basa en el concepto de que la relación entre los organismos es determinada por el grado total de similitud entre ellos. Una mayor similitud indica una relación más cercana y una menor cantidad de cambio evolutivo a partir del ancestro común. Implícita en este enfoque está la asunción de que el grado de diferencia entre los organismos es proporcional a la cantidad de cambio evolutivo desde su ancestro común y por ende, a su grado de relación. Así, el grado de similitud total, de acuerdo con un gran número de caracteres, es el criterio fundamental para las relaciones entre los taxa.

Varias metodologías fenéticas como la taxonomía numérica (Sokal y Sneath, 1963) se han dedicado a generar técnicas por medio de las cuales se pueda estimar mejor el grado de similitud o de diferencia entre organismos. En este sentido, el enfoque feneticista acierta al enfatizar que el grado de similitud entre los organismos es de suma importancia para determinar relaciones y para establecer clasificaciones. Mayor significado tiene aún el que en el feneticismo puro, la única variable que se usa en la construcción de clasificaciones es la similitud entre los

organismos. No se usa información filética, la cual se considera como la "falacia filogenética" y en el momento que esto sucede, se eliminan las diferencias con el enfoque evolutivo.

Los feneticistas consideran que su enfoque no está refinado con la teoría de la descendencia común de Darwin, ya que la similitud debe esperarse entre los descendientes de un ancestro común. Por lo tanto, el agrupar a las especies más similares y a los taxa superiores, debe producir una clasificación filogenética automáticamente. Así, los resultados de un fenograma, expresan las relaciones entre los taxa, que son considerados como unidades taxonómicas operacionales (OTU's). Sin embargo, no existe una manera de probar esta premisa en el método fenético y a esto se le suman las dificultades que imponen la homoplastia (paralelismo, convergencia) la evolución en mosaico, la ausencia de criterios para la selección de los caracteres, entre otros.

Escuela Cladista

El término cladista, se refiere a ramificación, es menos ambiguo y de hecho, más descriptivo que el de sistemática filogenética propuesto por Hennig (1966), el cual es más popular entre sus adeptos, pero que implica los procesos de anagénesis -no considerado por los cladistas- como de cladogénesis.

La relación entre los organismos en la cladística se basa en la posesión conjunta de caracteres derivados compartidos (sinapomórficos). Las especies que comparten caracteres derivados están relacionadas y las jerarquías de los grupos taxonómicos se establecen sobre jerarquías de los caracteres derivados (apomórficos). Por lo tanto, las relaciones entre los organismos son estrictamente determinadas por ramificación filogenética (cladogénesis) y pueden ser considerados como genealógicas o de parentesco.

Como la cladística se base estrictamente en la posesión conjunta de caracteres derivados, excluye por completo cualquier evaluación de la similitud para la determinación de relaciones y por ende, en la construcción de clasificaciones se establece que las relaciones genealógicas son algo completamente diferente de la similitud y se basa en la evaluación de homologías y homoplastias. Así, los cladistas enfatizan la importancia de la información filética en las clasificaciones, la cual no sólo es una variable de peso en cualquier sistema biológico de referencia, sino que es la mejor prueba (la más severa), ya que la función de propuestas taxonómicas se hace con base en información filética. Asimismo, la cladística pura está basada en la consideración exclusiva de relaciones filogenéticas juzgadas por la posesión común de caracteres derivados. En el momento en que se consideran las similitudes, esta escuela también se funde con la evolutiva.

En la propuesta original, Hennig en 1950 establece que, sólo los taxa basados exclusivamente en la posesión de sinapomorfias deben ser reconocidos, mientras que los caracteres ancestrales (plesiomórficos) deben ser ignorados. Además, cada taxón debe ser monofilético (holofilético *sensu* Ashlock, 1971) es decir que consista de la especie tronco y todas sus especies descendientes, incluyendo todos los grupos externos. Finalmente, todos los grupos hermanos, deben ser considerados en el mismo rango jerárquico. El reconocimiento de los taxa y la determinación de su rango están completamente controlados por el patrón de ramificación inferida del árbol filogenético (cladograma), el cual es convertido entonces a categorías jerárquicas.

El manejo de los caracteres, parsimonia, homologías y homoplastias, como patrón para determinar las relaciones entre los taxa y las diversas interpretaciones que pueden obtenerse de esto, han resultado en dos distintas vertientes dentro de esta escuela (Brooks y Wiley, 1985).

También, la mayor incidencia de homoplastias entre las plantas que entre vertebrados, ha resultado en distintas interpretaciones de esta metodología entre los botánicos y los zoólogos (Mishler y Donoghue, 1982; Crisci, 1994). Finalmente, la aplicación de estas técnicas a la interpretación de la diversidad biológica en términos de diversidad genética, ha redundado en nuevos conceptos, enfoques y terminología, cuando los caracteres en estudio son moleculares (Hillis, 1987; Patterson, 1988).

Una de las críticas que hacen los adeptos del cladismo a la escuela evolutiva tradicional, es el grado de subjetividad que hay en la interpretación de los caracteres e hipótesis para las clasificaciones, lo cual resulta en "el principio de autoridad" para seguir tal o cual esquema de clasificación. Sin embargo, en esta escuela, también la interpretación de los caracteres del que se les asigne o no un peso y el que se considere las hipótesis *a priori* o *a posteriori* ha resultado en cierto grado de subjetividad al interpretar sus cladogramas para aplicarlos a clasificaciones biológicas.

De hecho, si "el principio de autoridad" implica el grado de experiencia que tiene el investigador en el conocimiento de la variación de los caracteres taxonómicos, entonces difícilmente se concibe un enfoque cualquiera

que no haga uso de esta experiencia en la selección de las opciones para llegar a un arreglo taxonómico en cualquier grupo biológico. Hasta ahora, parece ser que el punto filosófico débil del cladismo es su aplicación a la elaboración de clasificaciones (Sneath, 1983) mismo que ha sido contenido por los cladistas (Cracraft, 1983).

Escuela Evolutiva (Clásica)

Aunque el nombre de esta escuela sugiere que es la única que se basa en la evolución orgánica darwiniana, las otras escuelas también lo hacen. La postura de la escuela evolutiva podría verse como un enfoque hasta cierto punto ecléctico que combina simultáneamente los elementos importantes del feneticismo y del cladismo; sin embargo, sus fundamentos e implicaciones son más amplios. Por una parte, se considera que la evaluación del grado de similitud genética entre los organismos se basa en el grado de similitud fenotípica: a mayor similitud fenotípica, mayor similitud genética y por ende, una relación de parentesco más cercana. La mayor similitud entre especies indica una cantidad menor de modificaciones evolutivas en cada especie a partir de su ancestro en común y por tanto, la posesión de una mayor cantidad de material genético compartido.

Además, se considera la evaluación de la secuencia de eventos en la evolución de cada especie a partir del ancestro común, arreglando los eventos en orden filogenético. Esto incluye el arreglo secuencial propio del origen y de las modificaciones de los caracteres (anagénesis) así como de las secuencias ramificadoras de cada linaje (cladogénesis). La posesión común de caracteres derivados en diferentes organismos implica un ancestro común y la jerarquización de caracteres derivados, arreglados filogenéticamente, se usa para establecer las jerarquías taxonómicas de los grupos.

En la construcción de clasificaciones se considera la genealogía, pero también el grado de divergencia entre los taxa para la asignación del rango. En este sentido, al considerar la anagénesis y la cladogénesis, los ancestros desarrollan un papel importante en la reconstrucción de filogenias y clasificaciones. De esta suerte, los grupos hermanos no necesariamente deben recibir el mismo rango categórico.

La aceptación de la determinación dual de la clasificación implica un dilema para el taxónomo, así que en esta escuela se considera que los dos factores deben ser tratados secuencialmente. La estrategia es tratar de establecer taxa razonablemente homogéneos y luego probar si son monofiléticos, removiendo elementos ajenos. A pesar de que este enfoque puede ser considerado como subjetivo, especialmente en el caso de la evolución en mosaico, se prefiere a sustentar una clasificación sobre taxa holofiléticos heterogéneos.

El grado de similitud y la secuencia filogenética deben ser considerados como dos variables semindependientes con un grado de dependencia en función del grupo y del tiempo en cada grupo en particular. El hecho de que en este enfoque se usen más de una variable en la clasificación y que éstas varíen de diferente manera por cuanto a su grado de independencia, ha ocasionado que los simpatizantes de las otras escuelas vean un alto grado de subjetividad en las clasificaciones de la escuela evolutiva. Sin embargo, esta subjetividad es una consecuencia de evaluar simultáneamente dos variables semi-independientes, más que sólo una. El enfoque tiene la ventaja de ser más realista que los otros para entender la complejidad del mundo biológico.

Como método, esta escuela ha acogido la taxonomía numérica y la metodología cladística, aún con los puntos débiles de ambos métodos, mismos que son, sin embargo, compartidos por todas las escuelas porque aún no existe una metodología completamente fuerte que contemple todas las alternativas evolutivas y adaptativas de la diversidad biológica. En todo caso, puede haber un acercamiento, pero nunca la certeza de que un determinado dendrograma efectivamente esté representando la filogenia. En todo caso, es evidente que la reconstrucción de la filogenia y la construcción de una clasificación son operaciones independientes (Hull, 1970, 1979). La selección de los caracteres evolutivos más importantes y una profunda consideración de la evolución en mosaico y de la homoplastia son generalmente indispensables en la construcción de una clasificación útil, que el escoger el método numérico que se utiliza para la construcción del árbol.

Conclusiones

Para la clasificación, las diferencias principales en los dendrogramas producidos por las tres escuelas están en sus enfoques, en sus marcos conceptuales y en lo que algunos han llamado su filosofía. Así por ejemplo, dentro de sus clasificaciones, la especie para los feneticistas es una unidad taxonómica simplemente operacional. Para los cladistas el manejo de las especies como unidades de evolución es totalmente aceptado y reconocen a los taxa como puntos terminales. Para los evolucionistas, el aislamiento reproductivo entre las especies es de primordial

importancia en sus clasificaciones, reconociendo la existencia de especies sucesionales (Sour Tovar y Ballesteros Montellano, 1994).

En resumen, el cladista desea que todos sus grupos sean holofiléticos, el feneticista clasifica por medio de la similitud general sin importar la filogenia y el taxónomo evolucionista desea que los taxa sean monofiléticos, en el sentido más tradicional (Ashlock, 1971) pero que también reflejen la información contenida en los caracteres plesiomórficos en la delimitación y en el establecimiento de los rangos jerárquicos (Mayr y Ashlock, 1991).

Por último, aunque para Panchen (1992) las diferencias entre las escuelas se reducen a enfoques metodológicos que, pueden ser integrados, Mayr y Ashlock (1991) opinan que para llegar a una síntesis entre los tres enfoques, en favor de la taxonomía (*sensu* Bock, 1974), sería necesario que las escuelas abandonaran algunos de sus principales preceptos:

a) los feneticistas tendrían que adjudicarle peso a los caracteres y adoptar las pruebas para confirmar la ancestro-descendencia de los taxa

b) los cladistas tendrían que abandonar la delimitación de los taxa por holofilia y usar algunos tipos de información diferentes para la asignación del rango y la construcción de clasificaciones diferentes a los que usan en la construcción de sus cladogramas

c) los taxónomos evolucionistas tendrían que adoptar el análisis cladístico y trabajar sobre métodos más concretos para la delimitación y la jerarquización de los taxa, así como llegar a un consenso sobre la definición de monofilia.

Esto sería muy fructífero, ya que da la impresión de que unos a otros se echan en cara el "ser tipológicos" y mientras que para cada uno el trabajar bajo su marco teórico es una cosa, en la práctica es otra, pues todos parten de homologías.

Agradecimientos

El apoyo y colaboración al facilitar parte de la literatura consultada fue de: Efraín de Luna, Victoria Jassa y Dolores González.

El segundo autor de esta comunicación disfruta una Cátedra Patrimonial SEP-CONACyT otorgada a la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM).

El apoyo financiero fue del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT No. 1253-9203) y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO No. FB 106/B011/94).

LITERATURA CITADA

ASHLOCK, P. D., 1971. Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, 20: 63-69.

BOCK, W. J., 1974. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Syst. Zool.*, 22: 375-392.

BROOKS, D. R. Y E. O. WILEY, 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics*, 1:1-11.

CAIN, A. J., 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson, Londres.

CLAUSEN, J., 1962. *Evolution of plant species*. Hafner Publ. Co., New York.

CRACRAFT, J., 1983. The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology. p. 1-17 *In: Numerical taxonomy* (J. Felsenstein (Ed.)). Springer-Verlag, Berlin.

CRISCI, J., 1994. III. La especie: realidad y conceptos. p. 53-64 *In: Taxonomía Biológica*. J. Llorente Bousquets e I. Luna Vega (Comps.). Eds. Cientif. Univ. Texto Científico Universitario, UNAM-FCE. México, D. F.

CRONQUIST, A., 1978. Once again, what is a species?. *Beltsville Symposia in Agricultural Research 2* (Biosystematics in agriculture): 3-20.

- GHISELIN, M. T., 1974. A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.*, 23: 536-544.
- GRANT, V., 1971. *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deustcher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*: Univ. Illinois Press, Urbana.
- HILLIS, D. M., 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 23-42.
- HULL, D. L., 1970. Contemporary systematic philosophies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 19-54.
- HULL, D. L., 1979. The limits of cladism. *Syst. Zool.*, 28: 416-440.
- IMBRIE, J., 1957. The species problem with fossil animals. p. 125-153 *In: The species problem* E. Mayr (Ed.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., 50. Washington, D. C.
- LUNA VEGA, I., 1994. V. Los conceptos de especie evolutiva y filogenética. p. 83-94 *In: Taxonomía biológica* (J. Llorente Bousquets e I. Luna Vega, comps.). Eds. Cientif. Univ. Texto Científico Universitario, UNAM-FCE. México, D. F.
- LLORENTE BOUSQUETS, J., 1994. VII. Conceptos en cladismo. p. 117-141 *In: Taxonomía biológica* J. Llorente Bousquets e I. Luna Vega (Comps.). Eds. Cientif. Univ. Texto Científico Universitario, UNAM-FCE. México, D. F.
- MADRID VERA, J. 1990. La especie: de Ray a Darwin. *Ciencias*, 19: 3-9.
- MAYR, E. 1957. Species concepts and definitions. p. 1-22 *In: The species problem* E. Mayr (Ed.). Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 50. Washington, D.C.
- MAYR, E., 1969. *Principles of Systematic Zoology*. MacGraw-Hill, Inc., New York.
- MAYR, E., 1970. *Populations, species, and evolution*. An abridgment of *Animal species and evolution*. Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E. Y P. D. ASHLOCK, 1991. *Principles of Systematic Zoology*. 2nd. ed. MacGraw-Hill, Inc., New York.
- MICHENER, C. D., 1970. Diverse approaches to systematics. *Evol. Biol.*, 4:1 -38.
- MISHLER, B. D. Y M. J. DONOGHUE, 1982. Species concepts: a case of pluralism. *Syst. Zool.*, 31: 491 -503.
- PANCHEN, A. L. 1992. *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge Univ. Press, New York.
- PATTERSON, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.*, 5: 603-605.
- SIMPSON, G.G., 1945. The principles of classification and classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85: 1-350.
- SIMPSON, G.G., 1961. *Principles of animal taxonomy.*, Columbia Univ. Press, New York.
- SLOBODCHNIKOFF, C. N. (Comp.), 1976. *The concepts of species*. Stroudburg. Dowden, Hutchinson and Ross.
- SNEATH, P. H. A., 1983. Philosophy and method in biological classification. p. 22-37 *In: Numerical taxonomy* Felsenstein, J. (Ed.). Springer-Verlag, Berlin
- SOKAL, R.R., 1973. The species problem considered. *Syst. Zool.*, 22: 360-374.
- SOKAL, R.R. Y SNEATH, P. H., 1963. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman. San Francisco, USA.
- SOUR TOVAR, F., Y M. MONTELLANO BALLESTEROS, 1994. IV. El concepto de especie en organismos fósiles. p. 65-82 *In: J. Llorente Bousquets el. Luna Vega, (Comps.) Taxonomía Biológica*. Texto Científico Universitario, UNAM-FCE. Mexico, D. F.

VAN VALEN, L., 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon*, 25: 233-239.

WILEY, E. O., 1978 The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27:17-26.

WILEY, E. O., 1981. *Phylogenetics: the theorie and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons. New York.

Trabajo recibido el 7 - 10 - 94 y aceptado el 30 - 11 - 94