

EL CONCEPTO DE ESPECIE Y LA BIOGEOGRAFÍA

M. Zunino* y C. Palestini**

Recibido: 4 julio 1990
Aceptado: 12 abril 1991

SUMMARY

The biological species concept and biogeography.

The Authors discuss the biological concept of species, with the aim to define in an unambiguous way the concept of species distribution area. In this frame the following definition is formulated and discussed. The species is an individual-like entity formed by a set of natural populations. Its identity arises from its monophyletic origin. It persists within the space and time limits in which its discrete subunits (the organisms) maintain its internal reproductive and genetic cohesion and the independence of its genetic pool. Therefore the species interacts as a unit with the environment.

From the above the Authors argue that species distribution areas have ontological reality, and that the relationships within different stages of its evolution are homologous with that occurring within the succession of individual semaphoronts.

Key words: distribution area, species concept, biogeography.

RESUMEN

En este trabajo se discute el concepto biológico de especie, con vistas a la formulación de una definición no ambigua del concepto de área de distribución. Se propone y somete a discusión la definición siguiente: la especie es una entidad individual, formada por un conjunto de poblaciones naturales cuya individualidad procede de su origen monofilético y se mantiene entre los límites espacio-temporales en cuyo marco las subunidades discretas que en cada momento lo integran (individuos), mantienen su cohesión reproductivo-genética interna y la independencia de su pool génico y, en consecuencia, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente. De ello se desprende que, también el área de distribución de la especie posee una realidad ontológica y que, entre las distintas etapas de su evolución, se dan relaciones homólogas con las que unen los sucesivos semaforontes de un individuo.

Palabras clave: área de distribución, concepto de especie, biogeografía.

Hay un acuerdo prácticamente general en considerar que la etapa inicial de cualquier investigación en biogeografía es el estudio analítico y la representación en un mapa de la distribución espacial de los taxones y, más concretamente, de las especies (UDVARDY, 1969). Con lo

* Università di Palermo, Istituto di Zoologia, Via Archirafi 18, 90123 Palermo, Italia.

** Università di Torino, Dipartimento di Biologia Animale, Via Accademia Albertina 17, 10123 Torino, Italia.

anterior no queremos afirmar que las áreas de los taxones supraespecíficos que se describan a partir de datos puntuales relativos a sus elementos subordinados, tomados en conjunto y sin diferenciar entre ellos, estén desprovistas de significado biogeográfico. Es evidente que el área de un género puede trazarse, también, a partir de los datos de distribución de todas sus especies, utilizados como si fueran un conjunto homogéneo; sin embargo, consideramos igualmente evidente que al hacer tal operación tanto manualmente, como de acuerdo a cualquier método cartográfico, y más, areográfico (ver RAPOPORT, 1975; CARTAN, 1978), el resultado final queda algo más burdo y, sobre todo, su contenido de información queda sensiblemente menor de lo que resultaría de la compactación de las respectivas áreas específicas (ver ZUNINO y PALESTRINI, 1990 y en prensa).

Sin embargo, esta etapa de la investigación biogeográfica involucra una serie de problemas preliminares, de orden conceptual, que no es posible pasar por alto so pena de restar validez a las propias bases de esta ciencia. Entre éstos destaca el de definir de una forma explícita y no ambigua el concepto de **área de distribución** y, en primer lugar, de área de distribución específica. Efectivamente, si tomamos en cuenta la inmensa variedad de modos con que los seres vivos ocupan el espacio, es necesario para el biogeógrafo plantearse el problema siguiente: ¿todo hallazgo no ocasional de una especie en un lugar dado, implica automáticamente que ese lugar forma parte del área de distribución de tal especie? Sin embargo, el problema queda insoluble, y hasta resulta absurdo, si no disponemos de una definición rigurosa de lo que consideramos el área de distribución.

Definimos el área de distribución de una especie como aquella porción del espacio geográfico en que tal especie está presente e interactúa de manera no efímera con el ecosistema.

Lo anterior conlleva que el área de distribución no puede considerarse como la mera representación espacial de la propia especie sino, más bien, como aquella fracción del espacio que queda definida por sus relaciones con tal especie. Esta afirmación implica que la condición necesaria y suficiente para la existencia de una entidad, a la que llamamos «área de distribución» (específica), es la especie que ocupa el espacio geográfico que corresponde a tal área.

La especie es, por lo tanto, el elemento central del concepto.

Insistimos en este punto, pues conlleva la necesidad de hacer hincapié en otro concepto básico sin cuya plena comprensión la idea misma de área de distribución específica queda desprovista de sentido biológico y, por ende, biogeográfico. ¿Qué es una especie?

Sobre el concepto de especie corrieron ríos de tinta, y los que todavía siguen corriendo... no son precisamente arroyos. No obstante, es harto difícil encontrar en la literatura biogeográfica contemporánea una definición de especie que no parezca una mera y apresurada simplificación o, por lo menos, encontrar una referencia explícita a un concepto de especie tomado de otra literatura y utilizado por el autor. No queremos entrar aquí en muchos detalles; sin embargo, consideramos necesario expresar cuál es, según nuestro punto de vista, el concepto de especie que mejor se adapta a los problemas de la biogeografía. Por otra parte, el tema ha sido objeto de varias obras recientes (ver p. ej. BARIGOZZI, 1982; VRBA, 1985; OMODEO *et al.*, 1988; ver también bibliografía citada en CONTINENZA, 1988; para una reseña de la evolución del concepto: MAYR, 1982).

No cabe duda de que el concepto fenético de especie, por ser declaradamente convencional (ver p. ej. SNEATH & SOKAL, 1973), no es de por sí de ningún interés para el biogeógrafo (esta afirmación no implica el rechazo absoluto de las metodologías de análisis fenético como herramienta para reconocer agrupamientos de seres vivos cuyo significado biológico, todavía, no se desprende inmediatamente de los resultados de dichos análisis). Sin embargo, si admitimos que la finalidad de la biogeografía es el estudio de la evolución orgánica en el espacio y el tiempo, resulta clara la necesidad de que el biogeógrafo no trabaje con **clases de objetos** cuya existencia depende en forma absoluta de una imposición externa (en este caso, del proceso de clasificación). En otras palabras, el biogeógrafo, y más el biogeógrafo evolucionista, no puede considerar a la especie sino como a una entidad biológica real que se define de acuerdo con ciertas propiedades intrínsecas. Consideramos que éstas pueden resumirse de la manera siguiente: la especie es un conjunto de poblaciones naturales cuya unidad procede de su origen monofilético y se mantiene entre los límites espacio-temporales en cuyo marco las

subunidades discretas que, en cada momento, lo integran (individuos) mantienen su cohesión reproductivo-genética interna y la independencia de su pool génico¹ y, en consecuencia, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente.

Este enfoque del problema especie no pretende ser novedoso ni totalmente original; más bien, resulta del intento de recoger e integrar ideas de origen diferente: es suficiente a este propósito comparar nuestra definición con algunas de las más conocidas, las de DOBZHANSKY (1937), MAYR *et al.* (1953), SIMPSON (1961), GHISELIN (1974), NELSON & PLATNICK (1981), SUDHAUS (1984) y con lo que escriben, sobre el mismo tema, HENNIG (1968), LAMBERT & PATERSON (1984), LAMBERT *et al.* (1987), MAYR (1963, 1970, 1987), PATERSON (1978, 1981, 1985), STEBBINS (1987), WILEY (1981).

Lo anterior no procede de una actitud sincrética, u oportunista, tomada «a priori», sino de la firme convicción de que, entre las propiedades de la especie que más interesan al biogeógrafo, está el hecho de que interactúa de manera unitaria, aunque variable, con el espacio y con el medio ambiente, durante un tiempo más o menos extenso, pero definido: el lapso de tiempo que se interpone entre su separación de su propio ancestro y su desaparición como tal especie. Sin esta premisa sería hasta absurdo hablar de biogeografía histórica o de nexos causales entre distribuciones actuales y pasadas, tanto de especies como de biotas. En otras palabras, es preciso para el biogeógrafo aceptar, básicamente, la idea de GHISELIN (1974) de que la especie no es una **clase**, si no una **entidad individual**.

Esto implica una consecuencia fundamen-

1 No cabe duda que el clásico concepto de especie, como comunidad de seres que intercambian continua y exclusivamente su información genética, es inaplicable a los organismos que se reproducen establemente en forma asexual o partenogenética. Dejando de lado toda discusión teórica acerca de los conjuntos poblacionales en estos organismos, y hasta la posibilidad de aplicar el propio concepto de especie en estos grupos animales, (véase discusiones en SIMPSON, 1961, MAYR, 1963, HENNIG, 1968, ELDREDGE & CRACRAFT, 1980, HEBERT & CREASE, 1983), desde un punto de vista puramente metodológico consideramos posible enfocar todo problema que los involucre utilizando como taxón básico las representaciones de las sendas líneas genealógicas homogéneas.

tal: la especie, en tanto que entidad individual, posee una realidad genealógica y, además, también ontológica.

En lo que se refiere a la naturaleza de la especie como unidad genealógica monofilética, cabe subrayar que la aplicación del concepto de monofiletismo a la especie no es inmediata, ni desprovista de dificultades (el propio HENNIG utiliza explícitamente el concepto tan sólo para niveles supraespecíficos). Según ELDREDGE & CRACRAFT (1980) «the concept of monophyly is applicable only to groups of two or more species. Obviously, when speaking of **single species**, the **concept of monophyly is inappropriate**, since stem (ancestral) species and descendant species are necessarily excluded from the discussion» (negritas nuestras). Sin embargo, cuando una fracción de un conjunto poblacional unitario empieza a evolucionar independientemente de las demás poblaciones del mismo conjunto, se convierte en el ancestro tan sólo de *sus* propios descendientes filogenéticos, y *no* de los descendientes de la restante parte del conjunto original. A esta escala, por lo tanto, consideramos que el concepto de monofilia no tan sólo es aplicable al taxón especie sino que, además, es coherente tanto con el modelo alopátrico clásico, como con cualquier modelo alternativo (ver p. ej. AA.VV. en BARIGOZZI, 1982; REIG, 1983).

En cuanto a las propiedades ontológicas de la especie vista como entidad individual, cabe subrayar que éstas nos permiten, aplicando a la especie el concepto de individuo de HENNIG, considerar a su «vida» filogenética como una sucesión de distintos semaforontes, cada uno de los cuales está relacionado con su antecesor por nexos que, al igual de lo que ocurre en el individuo (en el sentido tradicional de la palabra) no son meramente cronológicos, sino también causales.

Lo anterior, a su vez, nos permite otra consideración, más estrictamente biogeográfica: si aceptamos la premisa de que la especie es lo que confiere realidad de área de distribución a la fracción de espacio que ocupa, entonces también las áreas de distribución poseen una realidad, en primer lugar de tipo ontológico. Esto nos permite enfocar la evolución del área de distribución no simplemente como la mera sucesión cronológica de las variaciones de la proyección espacial de la especie, sino como la secuencia de sucesivas «áreas semaforontes», entre las cuales se dan nexos que son, también, de orden causal.

Un razonamiento similar nos lleva a reforzar también la idea de los nexos causales que se dan entre áreas ancestrales y áreas descendientes, teniendo en cuenta las propiedades genealógicas de la especie y, por ende, de su área de distribución; sin embargo, este aspecto rebasa los límites de la presente nota y se discutirá más detenidamente en un próximo trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Barbara Continenza y Michael T. Ghiselin nos proporcionaron una importante información bibliográfica. Las observaciones críticas de dos evaluadores anónimos nos permitieron mejorar la primera versión del texto; M. V. Giralda y M. D. García revisaron nuestro español. A todos ellos queremos expresar nuestro agradecimiento.

BIBLIOGRAFÍA

- BARIGOZZI, C. (Ed.) 1982: *Mechanism of speciation*, Liss, New York.
- CARTAN, M. 1978: *Inventaires et cartographies de répartition d'espèces. Faune et flore*. Edit. CNRS, Paris, 267+XIX pp.
- CONTINENZA, B. 1988: Specie e implicazioni filofiche. In Omodeo, P et al. (Eds.). *Il problema biologico della specie. Problemi di biologia e di storia della natura*, 1: 37-51.
- DOBZHANSKI, TH. 1937: *Genetics and the origin of species*; Columbia University Press, N. York.
- ELDRIDGE, W. & CRACRAFT, J. 1980: *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and theory in Comparative Biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- GHISELIN, M. T. 1974: A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.*, 23: 536-544.
- HEBERT, P. D. N. & CREASE T. J. 1983: Clonal diversity in populations of *Daphnia pulex* reproducing by obligate parthenogenesis. *Heredity*, 51: 353-369.
- HENNIG, W. 1968: *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- LAMBERT, D. M., MICHAUX, B. & WHITE, C. S. 1987: Are species Self-Defining? *Syst. Zool.*, 36 (2): 196-205.
- LAMBERT, D. M. & PATERSON, H. E. H. 1984: On «Bridging gap between race and species»: the isolation concept and an alternative. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 107 (4): 501-513.
- MAYR, E. 1963: *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press.
- 1970: *Population, Species and Evolution*. Harvard Univ. Press.
- 1987: The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology. *Philosophy and Biology*, 2: 145-166.
- MAYR, E.; LINSLEY, G. & USINGER, R. L. 1953: *Methods and principles of systematic zoology*. MacGraw Hill, N. York.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. I. 1981: *Systematics and Biogeography; Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- OMODEO, P., BURIGHEL, P. & TONGIORGI, P. (Eds.) (1988): *Il problema biologico della specie. Problemi di biologia e di storia della natura*. 1. Mucchi. Modena.
- PATERSON, H. E. H. 1978: More evidence against speciation by reinforcement. *South. Afr. Journ. Sci.*, 74: 369-371.
- 1981: The continuing search for the unknown and unknowable: a critique of contemporary ideas on speciation. *South. Afr. Journ. Sc.*, 77: 113-119.
- 1985: The recognition concept of species. In VRBA, E. S. (Ed.) *Species and Speciation*: 21-29. Mon. 4 Transvaal Museum, Pretoria.
- RAPOPORT, E. H. 1975: *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo Cult. Econ., México.
- REIG, O. A. 1983: Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. *Informe Final IX Congr. Latinoam. Zool. Arequipa, Perú*: 37-57.
- SIMPSON, G. G. 1961: *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. 1973: *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman, San Francisco.
- STEBBINS, G. L. 1987: Species concepts: semantics and actual situations. *Philosophy and Biology*, 2: 198-203.
- SUDHAUS, W. 1984: Artbegriff und Artbildung in zoologischer Sicht. *Zeitschr. Zool. syst. Evol. Forsch.*, 22: 183-211.
- UDVARDY, M. D. F. 1969: *Dynamic zoogeography, with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold, N. York.
- VURBA, E. S. (Ed.) 1985: *Species and speciation*. Mon. 4, Transvaal Museum Pretoria.
- WILEY, E. O. 1981: *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- ZUNINO, M. & PALESTRINI, C. 1990: Valore e limiti dei taxa parafiletici: un approccio biogeografico. *Atti 53.º Congr. U.Z.I.*, Palermo: 271-272.
- (en prensa): I taxa parafiletici e la biogeografia: alcune riflessioni critiche. *Atti. Acc. Sci. Torino*.